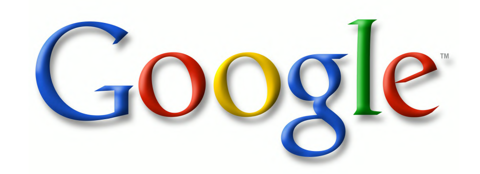








5.91.4.
G19 f.

FESTSCHRIFT

ZUM

SIEBENZIGSTEN GEBURTSTAGE

VON

CARL GEGENBAUR

AM 21. AUGUST 1896

ERSTER BAND

MIT 15 TAFELN UND 77 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1896.

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

CARL GEGENBAUR

IN DANKBARKEIT, LIEBE UND VEREHRUNG

GEWIDMET

VON SEINEN SCHÜLERN

INHALT.

DIE

AMPHORIDEEN UND CYSTOIDEEN

BEITRÄGE

ZUR

MORPHOLOGIE UND PHYLOGENIE

DER

ECHINODERMEN

VON

ERNST HAECKEL
(JENA)

MIT TAFEL I—V UND 25 FIGUREN IM TEXT

„Die Phantasie ist ein unentbehrliches Gut; denn sie ist es, durch welche neue Kombinationen zur Veranlassung wichtiger Entdeckungen gemacht werden. Die Kraft der Unterscheidung des isolirenden Verstandes sowohl als der erweiternden und zum Allgemeinen strebenden Phantasie sind dem Naturforscher in einem harmonischen Wechselwirken nothwendig. Durch Störung dieses Gleichgewichts wird der Naturforscher von der Phantasie zu Träumereien hingerissen, während diese Gabe den talentvollen Naturforscher von hinreichender Verstandesstärke zu den wichtigsten Entdeckungen führt."

Johannes Müller (1834).

VORWORT.

Die Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen, welche in der vorliegenden Abhandlung über die Amphorideen und Cystoideen zusammengefasst sind, beruhen auf palaeontologischen und vergleichend-anatomischen Untersuchungen, die ich im Laufe des Jahres 1895 ausgeführt habe. Diese Studien wurden veranlasst durch die Bearbeitung der Echinodermen für den zweiten Theil meiner „Systematischen Phylogenie". Im Verlaufe derselben, und besonders bei den Untersuchungen über den Ursprung des Sternthier-Stammes, gerieth ich unbeabsichtigt in tiefer eingehende Betrachtung der *Cystoideen* und ihrer nahen Beziehungen zu den *Holothurien* hinein. Das lebhafte Interesse für den räthselvollen Organismus der Echinodermen, welches mir im Jahre 1854 der nähere Verkehr mit meinem unvergesslichen Lehrer, Johannes Müller eingeflösst hatte, wurde dadurch neu angeregt. Eingehende Betrachtungen über die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Echinodermen, welche ich vor dreissig Jahren mit meinem theueren Freunde und damaligen Kollegen Carl Gegenbaur in Jena gehabt hatte, kamen mir wieder in lebendige Erinnerung. Dazu trat der Umstand, dass ich bei meinen zahlreichen zoologischen Forschungs-Reisen an die Meeresküste seit mehr als vierzig Jahren diesem wunderbaren Thier-Stamme stets ein besonderes Interesse bewahrt hatte. Zeugniss dafür legen einige kleinere Arbeiten ab, welche ich früher über die Augen und Nerven der Seesterne (1859), sowie über die Kometen-Form der Seesterne und den Generations-Wechsel der Echinodermen (1878) ausgeführt habe; nicht minder der Versuch, den ich vor dreissig Jahren in meiner „Generellen Morphologie" unternahm, den Ursprung des Stammes von den decentralisirten Asterideen und diese von Wurmthieren abzuleiten (1866). Die Erkenntniss, dass die hier versuchte Ableitung und die damit verknüpfte „Cormus-Theorie" der Echinodermen nicht haltbar sei, hatte sich schon seit längerer Zeit mir aufgedrängt; sie wurde zur Gewissheit durch das neue Licht, welches die Pentactaea-Theorie von Richard Semon über die Stammesgeschichte der Echinodermen verbreitete (1888).

Indem ich nun den Versuch durchführte, die systematische Phylogenie der Echinodermen auf Grund der Pentactaea-Theorie neu zu gestalten, wurde mir nicht nur deren hoher Erklärungswerth für das Verständniss des schwierigen Echinodermen-Problems klar, sondern auch die Nothwendigkeit, einige empfindliche Lücken in dem umfassenden Hypothesen-Gebäude derselben auszufüllen und einige Folgerungen zu berichtigen. Besonderen Anlass dazu gab das vergleichende Studium von mehreren inhaltreichen neueren Werken über die Palaeontologie der Cystoideen, welche SEMON theilweise unbekannt geblieben waren. Die wichtigen Thatsachen, welche in diesen neueren palaeontologischen Werken — besonders denjenigen von ANGELIN und BARRANDE — niedergelegt und durch sehr zahlreiche vorzügliche Abbildungen illustrirt sind, haben überhaupt bisher nicht die gebührende Aufmerksamkeit und kritische Würdigung gefunden. Je mehr ich mich in deren Studium vertiefte, desto mehr drängte sich mir die Ueberzeugung auf, dass alle bisherigen Versuche der Cystoideen-Klassifikation unhaltbar seien, und dass ein natürliches System derselben auf ganz neuer Basis zu errichten sei.

Naturgetreue und sorgfältig ausgeführte Abbildungen von mehreren hundert Arten fossiler Cystoideen besitzen wir jetzt in sehr grosser Zahl, in den älteren Werken von BUCH und FORBES, von VOLBORTH und EICHWALD, von BILLINGS und HALL, in den neueren Werken von QUENSTEDT und WOODWARD, von ANGELIN und BARRANDE. So werthvoll nun auch die morphologischen Anschauungen sind, welche wir uns aus diesen und anderen Quellen über den merkwürdigen Organismus der palaeozoischen Cystoideen bilden können, so erschien es mir doch unerlässlich, dieselben durch die eigene Untersuchung der wichtigsten Typen zu ergänzen. Da meine eigene Sammlung von fossilen Cystoideen (grossentheils ein Geschenk von Dr. FRIEDRICH ROLLE) nicht sehr reichhaltig ist, suchte ich mir Material aus verschiedenen Sammlungen zu verschaffen. Für liberale Ueberlassung von solchem bin ich zunächst meinen hiesigen Kollegen, den Professoren G. E. LINCK und JOHANNES WALTHER, verpflichtet, ferner den Professoren KARL ZITTEL in München und W. WAAGEN in Wien, Dr. JAHN in Wien und Dr. STÜRTZ in Bonn. Indem ich diesen verehrten Herren für die freundliche Unterstützung meiner palaeontologischen Studien meinen verbindlichsten Dank abstatte, kann ich nicht unterlassen, zugleich meinen lieben Kollegen und früheren Schülern, den Professoren RICHARD SEMON und JOHANNES WALTHER, für ihre lebendige Theilnahme an meinen theoretischen Untersuchungen noch besonders zu danken. Beide Naturforscher hatten sich vor längerer Zeit selbst mit dem Studium der Echinodermen eingehend beschäftigt und haben die schwierige Erkenntniss dieses eigenartigen Thier-Stammes durch ausgezeichnete anatomische, ontogenetische und palaeontologische Untersuchungen wesentlich gefördert. Vertraut mit den eigenthümlichen Schwierigkeiten, welche sich seinem Studium entgegenstellen, und überzeugt, dass das Verständniss seiner Organisation und Entwickelung nur an der Hand der Descendenz-Theorie gewonnen werden kann, nahmen beide Freunde an meinen erneuten Untersuchungen das lebhafteste Interesse. In eingehenden Gesprächen über die vielen und grossen Aufgaben, welche uns die Morphologie und Phylogenie der

Echinodermen stellt, haben wir unsere Anschauungen gegenseitig gefördert und sind uns über manche Fragen klar geworden, die uns noch vor Jahresfrist kaum lösbar erschienen.

Die allgemeinen Grundsätze der Entwickelungs-Lehre und meine persönliche Auffassung ihrer Anwendung sind in der vorliegenden Abhandlung dieselben geblieben, welche ich zuerst in der „Generellen Morphologie" auf mechanisch-kausaler Grundlage ausgeführt habe. Dazu gehört in erster Linie die Annahme der progressiven Vererbung, der vielbestrittenen „Vererbung erworbener Eigenschaften"; ich bin von der fundamentalen Bedeutung derselben, wie von der damit untrennbar verknüpften funktionellen Anpassung ebenso fest überzeugt, wie LAMARCK und DARWIN, wie GEGENBAUR, HUXLEY, FÜRBRINGER, COPE, LESTER WARD, die Gebrüder OSKAR und RICHARD HERTWIG, und viele andere Naturforscher. Ich theile die Ansicht von HERBERT SPENCER, dass die progressive Vererbung nicht nur ein unentbehrlicher Grundpfeiler der *Epigenesis*-Theorie, sondern der natürlichen Entwickelungs-Lehre überhaupt ist; die entgegengesetzte „Keimplasma-Theorie" von WEISMANN führt uns zur Irrlehre der *Präformation* und zur vitalistischen Teleologie zurück. (Vergl. meine Betrachtungen „Zur Phylogenie der Australischen Fauna", in der Einleitung zu SEMON's Zoologischen Forschungs-Reisen in Australien, 1893; „das Problem der progressiven Vererbung", pag. VI ff.).

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen habe ich am 13. Dezember 1895 der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Jena vorgetragen und in einer vorläufigen Mittheilung über „Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen" publizirt (im XXX. Bande der Jena. Zeitschrift für Naturwissenschaft). Bei der weiteren Ausführung derselben für die vorliegende Abhandlung war ich schliesslich genöthigt, die ganze bisherige Litteratur über Cystoideen durchzuarbeiten und das System derselben bis auf die Genera hinab zu revidiren. Diese Aufgabe war sehr schwierig, da das bisherige System der Cystoideen eingestandener Maassen völlig ungenügend ist; viele beschriebene Gattungen (mindestens ein Viertel, oder selbst ein Drittel der ganzen Zahl) sind ungenügend bekannt, die Deutung der palaeontologischen Befunde ist äusserst widerspruchsvoll und mangelhaft. Vielfach musste ich den Versuch wagen, durch theoretische Vergleichungen die empirischen Lücken in den Beobachtungen auszufüllen; auch musste ich bei der Rekonstruktion der fossilen Fragmente der plastischen Phantasie denjenigen Spielraum einräumen, ohne welchen derartige palaeontologische Untersuchungen überhaupt nicht durchzuführen sind.

Das neue System der *Cystoideen* — und der nunmehr von ihnen getrennten *Amphorideen* —, welches hier vorliegt, ist gewiss noch sehr der Verbesserung bedürftig und wird gleich allen ähnlichen Versuchen gewiss nur theilweise sich dem erstrebten „Natürlichen System" nähern. Indessen habe ich mich nach Kräften bemüht, wenigstens das bisher herrschende Chaos zu lichten und durch Aufstellung bestimmter Definitionen für die Familien, Subfamilien und Genera brauchbare Angriffs-Punkte für die Herstellung eines künftigen besseren Systems zu schaffen. Weiter als bis zu den Gattungen hinabzugehen, schien mir nicht rathsam; auch wollte ich keine

erschöpfende Monographie der Cystoideen liefern. Eine solche wird jetzt von Professor OTTO JAEKEL in Berlin auf Grund mehrjähriger, sehr eingehender Studien vorbereitet. Die Ergebnisse derselben, welche dieser kenntnissreiche Palaeontologe in einem Vortrage „über die Organisation der Cystoideen" 1895 (auf der fünften Jahres-Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Strassburg) mitgetheilt hat, weichen allerdings von den meinigen bedeutend ab. Die Ursache dieser Differenz scheint mir einerseits in unserer verschiedenen Beurtheilung der Skelet-Strukturen und des Ambulacral-Systems zu liegen, anderseits in dem Umstande, dass ich der vergleichenden Ontogenie der Echinodermen das grösste Gewicht beilege und dabei scharf die palingenetischen Prozesse von den cenogenetischen zu scheiden mich bemühe. Jedenfalls darf man der umfassenden Monographie der Cystoideen von OTTO JAEKEL mit lebhaftem Interesse entgegen sehen; denn die genaue Kenntniss dieser ältesten Echinodermen — gleichviel wie man ihre vermuthliche Organisation aus den unvollständig erhaltenen fossilen Resten beurtheilt — gehört zu den unentbehrlichen Vor-Bedingungen für die annähernde Lösung des grossen „Echinodermen-Problems". Möchten die vorliegenden Beiträge zu derselben nicht ganz unwürdig des grossen Meisters sein, dessen Lehre ich mein besonderes Interesse für die Echinodermen-Forschung verdanke, des unsterblichen JOHANNES MÜLLER!

Jena, am 16. Februar 1896.

ERNST HAECKEL.

EINLEITUNG.

Als Johannes Müller (1) vor fünfzig Jahren die seltsame, bis dahin unbekannte Keimesgeschichte der Echinodermen entdeckte, begann sich über die räthselhafte Organisation dieses merkwürdigen Thierstammes ein ungeahntes Licht zu verbreiten. Die bilateralen pelagischen Larven der fünfstrahligen Sternthiere wiesen unzweideutig auf eine nahe Verwandtschaft mit den scheinbar so entfernt stehenden Wurmthieren hin. Durch die Anwendung der Descendenz-Theorie gewann diese Form-Verwandtschaft später die kausale Bedeutung der Stammverwandtschaft (3). Zahlreiche und werthvolle Untersuchungen, welche über die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Echinodermen im Laufe der letzten drei Decennien angestellt wurden, haben unsere Erkenntniss mächtig gefördert; sie haben auch die wichtigen Fragen nach Ursprung und Verwandtschaft des Stammes bedeutend aufgeklärt. Die weittragende Bedeutung dieser Fortschritte tritt uns nahe, wenn wir die zusammenfassende Darstellung des ganzen Stammes in den besten älteren und neueren Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie neben einander stellen. Carl Gegenbaur hatte 1870 in seinen klassischen „Grundzügen der vergleichenden Anatomie" den ersten Versuch gemacht, diese Wissenschaft durch Anwendung der Descendenz-Theorie zu reformiren (2). Die Fruchtbarkeit dieses geistvollen Versuches, gerade für das schwierige Gebiet der Echinodermen, erwies sich in der grossen Zahl von Arbeiten, welche in den nachfolgenden 25 Jahren die Morphologie und Phylogenie dieses Stammes vielseitig förderten. Eine klare und kritische Uebersicht über die erfreulichen Ergebnisse derselben hat uns kürzlich Arnold Lang im vierten Theile seines ausgezeichneten „Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie" gegeben (5).

Die phylogenetischen Hypothesen, welche zur Erklärung der Entstehung und der eigenthümlichen Bildungs-Verhältnisse der Echinodermen aufgestellt worden sind, gehen aber heute noch weit auseinander, ebenso wie die verschiedenen Ansichten über die Verwandtschafts-Beziehungen der einzelnen Klassen. Ich theile die Ansicht von Lang, dass unter allen jenen Erklärungs-Versuchen die Pentactaea-Theorie von Richard Semon (4) bei Weitem am meisten geeignet ist, die verwickelten Thatsachen

zu erklären. Bekanntlich hat dieser Forscher zuerst klar und bestimmt auf die bedeutungsvolle Uebereinstimmung hingewiesen, welche zwischen den verschiedenen Larven aller Echinodermen-Klassen auf einer gewissen, von ihm als *Pentactula* bezeichneten Entwickelungs-Stufe besteht. Gegen dieses gemeinsame Durchgangs-Stadium hin konvergiren die bilateralen Larven (*Dipleurula*) aller verschiedenen Klassen, während sie nachher wieder divergent aus einander gehen. SEMON zieht aus dieser vergleichend-ontogenetischen Thatsache — an der Hand des biogenetischen Grundgesetzes — den Schluss, dass die *Pentactula*-Larve die palingenetische, durch zähe Vererbung bedingte, Wiederholung einer uralten, längst ausgestorbenen, gemeinsamen Stammform des ganzen Sternthier-Stammes ist: *Pentactaea*. Zugleich bemüht er sich zu zeigen, dass unter allen lebenden Echinodermen die Holothurien, und unter diesen die *Synaptiden*, diejenigen sind, welche der *Pentactaea* im Körperbau am nächsten stehehen, und welche das meiste Licht auf den Ursprung des ganzen Stammes fallen lassen.

Fast gleichzeitig hatte von anderer Seite, auf Grund palaeontologischer Argumente, NEUMAYR (8) den Versuch gemacht, eine andere Klasse, die Cystoideen, als die gemeinsame Stammgruppe aller Echinodermen hinzustellen. Zunächst sprach für diese Ansicht schon das hohe Alter dieser Klasse; sie erscheint schon im unteren cambrischen System reich vertreten, während die meisten anderen Klassen erst in dem darauf folgenden silurischen System erscheinen. Aber auch der einfache Körperbau der Cystoideen, sowie der Umstand, dass sie durch verschiedene Uebergangs-Formen mit den anderen Klassen verknüpft erscheinen, konnte diese Auffassung rechtfertigen. Allerdings zeigte SEMON bald darauf (32), dass NEUMAYR in der speziellen Deutung dieser Zwischenformen viel zu weit gegangen sei, und wies auf die Schwächen seiner Theorie hin, welche durch unsere unvollkommene Kenntniss des Cystoideen-Baues bedingt sind. Indessen fand die Ansicht NEUMAYR's auch späterhin noch manche Vertheidiger — wie mir scheint, bis zu einem gewissen Grade, mit Recht.

Bei sorgfältiger kritischer Prüfung aller bezüglichen Verhältnisse glaube ich zu finden, dass beide Klassen, sowohl die *Holothurien* als die *Cystoideen*, zu den ältesten Gruppen des Echinodermen-Stammes gehören, dass jedoch keine von beiden als die gemeinsame Stammgruppe aller übrigen Klassen betrachtet werden darf. Beide Klassen sind sehr nahe verwandt, trotzdem sie bisher als höchst verschieden angesehen wurden; aber gerade die wichtigen Uebereinstimmungen im Körperbau, welche dafür sprechen, sind bisher von den Sternthier-Forschern theils ganz übersehen, theils nicht genügend gewürdigt worden. Die beiden Theorien von SEMON und NEUMAYR lassen sich in Beziehung auf sehr wichtige Punkte vereinigen, obwohl sie sich bei äusserlicher Betrachtung zu widersprechen scheinen. Als die wirkliche Stammgruppe aller Echinodermen aber betrachte ich eine ältere und primitivere Klasse, welche ich als Amphoridea (oder „Urnensterne“) bezeichnet habe (50, p. 2). Man könnte dieselbe auch, im Anschlusse an die *Pentactaea*-Theorie, als Pentactaria bezeichnen, wenn nicht dieser Name aus mehrfachen Gründen unzweckmässig erschiene. Zahlreiche, höchst wichtige, fossile Reste derselben finden sich im cambri-

schen und silurischen System begraben, wurden aber bisher irrthümlich als *Cystoideen* beschrieben. Ihre innere Organisation lässt sich theilweise mit Hülfe der Pentactaea-Theorie hypothetisch errathen.

Amphorideen und Cystoideen sind nach meiner Auffassung ihrer Organisation durch eine so tiefe morphologische Kluft geschieden, dass ich beide Klassen in der nachstehenden systematischen Darstellung ganz von einander trenne. Die echten *Cystoideen* sind Anthodiaten, gleich allen übrigen Echinodermen; sie besitzen das radiale „*Anthodium*" oder die „Ambulacral-Rosette", welche für diesen Stamm so charakteristisch erscheint. Diese typische Bildung fehlt dagegen noch ganz bei ihren unmittelbaren Vorfahren, bei den älteren *Amphorideen.* Diese wichtige Klasse bildet nicht nur die gemeinsame Stammgruppe aller Anthodiaten, sondern sie zeigt uns auch deutlich den langen und uralten Weg, auf welchem sie aus Helminthen sich entwickelt hat.

Erste Klasse der Echinodermen:

Amphoridea, Ernst Haeckel, 1895.

Amphoridea, E. Haeckel, 1895; „Die Cambrische Stammgruppe der Echinodermen" (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. XXX).
Cystoidea, Autorum, partim!

Echinodermen mit bilateral-symmetrischer Grundform des Körpers, ohne radiales Anthodium, ohne Ambulacra. Theca bilateral oder monaxon, am Aboral-Pol der Hauptaxe mit einem freien Schwanze, oder direkt, seltener durch einen Stiel befestigt. Tegument ursprünglich ein beweglicher Leder-Panzer mit Stückel-Skelet, meistens ein Platten-Panzer, welcher aus sehr zahlreichen polygonalen Täfelchen irregulär zusammengesetzt ist; selten sind letztere theilweise zu grösseren Tafeln verschmolzen. Mundöffnung stets central, am Oral-Pol der Hauptaxe, ursprünglich ein Querspalt, meistens kreisrund, selten radial gespalten, mit 3—5 Lippen. After stets excentrisch, auf der Ventral-Seite, mit Klappen-Pyramide. Zwischen Mund und After meistens ein Gonoporus („dritte Oeffnung"), selten noch ein Hydroporus („vierte Oeffnung"). Skeletale Gliedmassen fehlen oder sind nur am Munde entwickelt, als ein Paar laterale Brachiolen (Mundarme), oder als ein Peristom-Kranz von radialen Brachiolen; Pinnuletten fehlen auf der Theca ganz.

Die Klasse der Amphorideen, die älteste und primitivste von allen Echinodermen, enthält die gemeinsamen Stammformen dieses Stammes; sie ist einer-

seits (unten) durch Uebergangs-Formen mit den *Vermalien*-Ahnen verknüpft, anderseits (oben) mit den *Cystoideen* und *Holothurien*. Die Klasse ist auf die älteren Perioden des palaeozoischen Zeitalters beschränkt, auf das *Cambrische*, *Silurische* und *Devonische* System. Schon im mittleren Cambrium (in der „Primordial-Fauna" von Böhmen) finden sich Vertreter mehrerer Familien. Die grosse Mehrzahl der bekannten Amphorideen ist versteinert (oder in Abdrücken) im Unter-Silur gefunden worden; spärlicher sind sie schon im Ober-Silur und noch dürftiger in Devon vertreten. In der Steinkohlen-Periode scheint die Klasse bereits ganz ausgestorben zu sein; vielleicht waren damals noch vereinzelte Ueberreste am Leben. Die meisten Arten von Amphorideen sind im Unter-Silur von Nord-Europa gefunden worden (Skandinavien, Russland, Böhmen, England); viele auch im Unter-Silur von Nordamerika (Canada, New-York, Ohio). Die Zahl der fossilen Genera von Amphorideen, die wir nachstehend in genügend sicherer Definition charakterisiren konnten, beträgt 26; dazu kommen noch 4 hypothetische Genera der Stamm-Familie (*Eocystida*), welche als Vorläufer der ersteren mit Sicherheit angenommen werden können (⨀).

Grenzen der Amphorideen-Klasse. Von allen übrigen Echinodermen, und namentlich auch von den nächstverwandten *Cystoideen*, unterscheiden sich die Amphorideen auffallend und bestimmt durch den gänzlichen Mangel des Anthodium, d. h. jener charakteristischen *Ambulacral-Rosette*, welche aus den perradialen Subvektoren des Tegumentes und den darunter gelegenen Prinzipal-Kanälen des Ambulacral-Systems zusammengesetzt ist. Dieses letztere, für den Echinodermen-Stamm so höchst charakteristische Organ-System erstreckte sich hier noch nicht auf die Theca, sondern beschränkte sich auf die unmittelbare Umgebung des Mundes und die vom Peristom ausgehenden Tentakeln (oder Brachiolen). Das Ambulacral-System bestand also (auch bei den höchst entwickelten Amphorideen!) nur aus denjenigen Theilen, welche uns die vergleichende Ontogenie im Pentactula-Stadium aller übrigen Echinodermen übereinstimmend nachweist: 1. dem *Hydrocircus* (dem den Mund umgebenden Hydrocöl-Ring), 2. dem *Hydroductus* (dem „Steinkanal", welcher innen in dem Hydrocircus, aussen auf der Tegument-Oberfläche mündete), und 3. den circoralen *Tentakel-Kanälen*, welche vom Hydrocircus unmittelbar in die den Mund umgebenden „Primär-Tentakeln" hinein gingen. Dagegen fehlten den Amphorideen noch vollständig die *Prinzipal-Kanäle* des Ambulacral-Systems, jene bedeutungsvollen perradialen Kanäle, welche vom Hydrocircus centrifugal in die Wand der Theca hineinwachsen und zusammen mit den darüber gelegenen *Subvektoren* (— den perradialen Flimmer-Rinnen des Kapsel-Tegumentes —) die eigentlichen „Ambulacra" herstellen.

Bei den bilateralen *Anomocystiden* war noch nicht das Pentactula-Stadium, vielleicht noch nicht einmal die Bildung des Hydrocöl-Ringes erreicht; hier unten lässt sich die Grenze der Amphorideen gegen ihre *Helminthen*-Ahnen nur unsicher und willkürlich feststellen.

Klassifikation der Amphorideen.

Als vier Familien der Amphorideen habe ich in meiner vorläufigen Mittheilung über diese „cambrische Stammgruppe der Echinodermen“ (50) folgende vier Gruppen unterschieden: 1. Archaeocystida oder *Protamphorida* (bilateral, mit lockerem Stückel-Skelet, ohne festes Tafel-Skelet, ohne Brachiolen); 2. Aristocystida oder *Caryocystida* (monaxon, mit festem Tafel-Skelet, ohne Brachiolen); 3. Palaeocystida oder *Echinosphaerida* (monaxon, mit festem Platten-Panzer, mit einem Peristom-Kranz von radialen Brachiolen); 4. Anomocystida oder *Pleurocystida* (bilateral, mit festem Platten-Panzer, mit einem Paar lateralen Brachiolen).

Diese vier Familien, welche ich für natürliche Gruppen der Klasse halte, und welche durch deutliche Definitionen getrennt werden können, behalte ich auch hier bei. Nur verbessere ich die Reihenfolge der vier Gruppen, indem ich die bilateralen *Anomocystida* unmittelbar an die primitive Stammgruppe der *Archaeocystida* anschliesse, und diese letzteren passender als *Eocystida* bezeichne. (— Die uralte Gattung *Archaeocystis*, von der wir nur ein einziges unvollständiges Exemplar aus dem böhmischen Cambrium kennen, dürfte besser den *Palaeocystiden* angeschlossen werden —). Wenn man dann als massgebend die primäre *bilaterale* und die sekundäre *monaxone* Grundform der Theca betrachtet, so kann man die vier Familien paarweise in zwei Ordnungen zusammenstellen, die ich als *Amphoralien* und *Amphoronien* unterscheide. Die älteren Amphoralia (*Eocystida* und *Anomocystida*) haben die primäre bilateral-symmetrische Grundform der Theca und theilweise auch die Fähigkeit der freien Lokomotion bewahrt. Die jüngeren Amphoronia hingegen (*Aristocystida* und *Palaeocystida*) haben sich der festsitzenden Lebensweise angepasst und dadurch die bilaterale Grundform der Theca sekundär in die monaxone verwandelt. Die weitere Eintheilung dieser vier Familien in zehn Subfamilien ergiebt die nachstehende Synopsis.

System der Amphoridea.

Ordines:	Familiae:	Subfamiliae:	Genera.
I. Ordnung: **Amphoralia** (= *Amphoridea bilateralia*.) Theca bilateral-symmetrisch, Rücken- und Bauchseite mehr oder weniger verschieden. Am Aboral-Pol ist die Theca mit einem stielartigen Schwanz versehen, der zeitweise zur Befestigung dienen kann; seltener ist sie festgewachsen.	I. **Eocystida.** (= *Protamphorida*.) Theca bilateral-symmetrisch, wenig oder nicht dorso-ventral deprimirt. Tegument mit beweglichem Leder-Panzer und Stückel-Skelet. Peristom ohne Brachiolen.	a) **Amphoraeida.** Peristom ohne Tentakel-Kranz, mit nur einem Paar Mundfühlern.	1. *Amphoraea* ⊙
		b) **Pentactaeida.** Peristom mit Tentakel-Kranz, mit drei bis fünf oder mehr Mundfühlern.	2. *Eocystis* ⊙ 3. *Pentactaea* ⊙ 4. *Protamphora* ⊙
	II. **Anomocystida** (= *Pleurocystida*.) Theca bilateral-symmetrisch, stark dorsoventral deprimirt. Tegument mit Platten-Panzer und Tafel-Skelet. Peristom mit einem Paar lateralen, gegliederten Brachiolen.	a) **Placocystida.** Dorsal- und Ventral-Panzer wenig verschieden, gleichartig getäfelt.	5. *Trochocystis*. 6. *Trigonocystis*. 7. *Placocystis*.
		b) **Atelocystida.** Dorsal-Panzer mit vielen kleinen, Ventral-Panzer mit wenigen grossen Platten.	8. *Anomocystis*. 9. *Atelocystis*.
		c) **Pleurocystida.** Dorsal-Panzer mit wenigen grossen, Ventral-Panzer mit vielen kleinen Platten.	10. *Mitrocystis*. 11. *Pleurocystis*.
II. Ordnung: **Amphoronia** (= *Amphoridea monaxonia*). Theca monaxon, meist birnförmig oder eiförmig, oft fast kugelig. Rücken- und Bauch-Seite nicht verschieden, — abgesehen von den Oeffnungen in der Ventralfläche. Am Aboral-Pol ist die Theca aufgewachsen oder durch einen Stiel befestigt, selten im Alter frei.	III. **Aristocystida** (= *Holocystida*.) Theca monaxon, meist birnförmig oder eiförmig, nicht dorsoventral deprimirt. Tegument mit Platten-Panzer. Peristom nicht radial, ohne Brachiolen.	a) **Pirocystida.** Platten-Panzer irregulär, aus einer sehr grossen Zahl von kleinen polygonalen Tafeln zusammengesetzt, ohne Poren-Rauten.	12. *Aristocystis*. 13. *Deutocystis*. 14. *Amphoracystis*. 15. *Pirocystis*. 16. *Craterina*. 17. *Dendrocystis*. 18. *Achradocystis*.
		b) **Orocystidae.** Platten-Panzer subregulär, aus einer mässigen Zahl von grossen, meist hexagonalen Tafeln zusammengesetzt, oft mit Poren-Rauten.	19. *Orocystis*. 20. *Heliocystis*. 21. *Caryocystis*. 22. *Holocystis*.
	IV. **Palaeocystida** (= *Archaeocystida*.) Theca monaxon, meist eiförmig oder fast kugelig, nicht dorsoventral deprimirt. Tegument mit Platten-Panzer. Peristom radial, mit einem Kranz von Brachiolen.	a) **Trinemacystida.** Drei Mundarme.	23. *Arachnocystis*. 24. *Trinemacystis*.
		b) **Citrocystida.** Fünf Mundarme.	25. *Echinosphaera*. 26. *Citrocystis*. 27. *Palaeocystis*.
		c) **Comarocystida.** Vier Mundarme.	28. *Comarocystis*.
		d) **Acanthocystida.** Zahlreiche Mundarme	29. *Acanthocystis*. 30. *Archaeocystis*.

Theca der Amphorideen.

Die Theca oder „Kapsel" der *Amphorideen* ist der einzige Körpertheil, den wir von dieser fossilen Thierklasse kennen (— abgesehen von den Mundarmen oder Brachiolen, welche an der Mundöffnung der Theca bei zwei von den vier Familien sich finden —). Da wir demgemäss aus der Beschaffenheit der Theca und ihrer Oeffnungen auf die gesammte übrige Organisation dieser ältesten Echinodermen schliessen müssen, verdienen alle wahrnehmbaren Form- und Struktur-Verhältnisse die genaueste Analyse. Gewöhnlich wird die Theca der *Cystoideen*, von denen man bisher die *Amphorideen* nicht unterschieden hatte, als Kelch (*Calyx*) bezeichnet, wie bei den nächstverwandten *Crinoideen*; indessen ist diese Bezeichnung desshalb unzweckmässig, weil bei den ersteren nicht, wie bei den letzteren, der Gegensatz des dorsalen „Kelchs" (*Calyx* = *Hypotheca*) und der ventralen „Kelchdecke" (*Epicalyx* = *Epitheca*) ausgeprägt ist. Wir haben an der Theca der Amphorideen zu betrachten: 1. die reale Gesammtform, 2. die ideale Grundform, 3. den Mangel der Radial-Struktur und des Anthodium, 4. die aborale Stielbildung, 5. die Thecal-Ostien, 6. die Zusammensetzung des Panzers, 7. die Brachiolen.

1. Die reale Gesammtform der Theca wird bei den Amphorideen gewöhnlich ebenso, wie bei den Cystoideen, als „birnförmig, eiförmig oder fast kugelig" dargestellt, „seltener cylindrisch, irregulär oder bilateral"; sie würde demnach — wenn man von den Oeffnungen absieht — gewöhnlich monaxon sein, ihr Querschnitt kreisrund. Wenn man jedoch die Formen-Gruppen in dieser Hinsicht genauer vergleicht, so ergiebt sich alsbald ein tiefgreifender Unterschied zwischen den beiden Ordnungen der *Amphoralien* und *Amphoronien*. Die reale Kapsel-Form der Amphoralien (*Eocystida* und *Anomocystida*) ist bilateral-symmetrisch; die Theca ist dorso-ventral deprimirt, ihre Rückenfläche von der Bauchfläche deutlich geschieden, der Gegensatz beider Antimeren scharf ausgeprägt, rechte und linke Kapselhälfte spiegelgleich. Diese bilaterale Symmetrie fehlt, — wenn man von den Thecal-Ostien absieht! — bei den Amphoronien (*Aristocystida* und *Palaeocystida*); hier ist die reale Gesammtform der Theca wirklich monaxon, ihr Querschnitt kreisrund; der Gegensatz von Rücken und Bauch, Rechts und Links, ist äusserlich nicht ausgeprägt. Nur eine Axe springt hier sofort in die Augen, die vertikale Hauptaxe, an deren oberem (oralen) Pol die centrale Mundöffnung liegt, am unteren (aboralen) Pol die Insertions-Basis oder der Stiel.

2. Die ideale Grundform der Theca ist bei allen Amphorideen dipleurisch oder bilateral-symmetrisch (im engeren Sinne); ebensowohl bei den äusserlich bilateralen *Amphoralien*, wie bei den äusserlich monaxonen *Amphoronien*. Stets wird die Sagittal-Ebene oder Median-Ebene, welche den ganzen Körper in zwei spiegelgleiche Hälften theilt, durch drei geometrische Punkte fest bestimmt: I. Das Centrum des Mundes (am Oral-Pol der Hauptaxe), II. das Centrum des Afters (an der Ventral-Seite), und III. das Centrum der aboralen Basis oder des Kapsel-Stiels (am

Aboral-Pol der Hauptaxe). Die Linie, welche die Mittelpunkte des centralen Mundes und des excentrischen Afters direkt verbindet, ist die Mittellinie der Bauchseite, die ventrale Median-Linie; die entgegengesetzte Fläche der Theca, in welche auch die Basis oder die Stiel-Insertion fällt, ist als Dorsal-Seite zu betrachten (ebenso wie bei allen übrigen festsitzenden Echinodermen). Als die drei Euthynen oder „*idealen Richt-Axen*“ würden demnach bei sämmtlichen Amphorideen zu betrachten sein: I. Die Hauptaxe, Prinzipal-Axe (oder Längsaxe); an ihrem Oral-Pol liegt der Mund, am entgegengesetzten Aboral-Pol die Insertions-Basis oder der Stiel (— bei den *Anomocystida* der Schwanz —). II. Die Sagittal-Axe oder Dorsoventral-Axe; sie steht senkrecht auf der Mitte der Hauptaxe in der Median-Ebene; ihr ventraler Pol wird durch die Lage des Afters in der Bauchlinie bestimmt, der entgegengesetzte ist der dorsale Pol. III Die Lateral-Axe oder Transversal-Axe, senkrecht auf der Median-Ebene, verbindet den rechten und linken Pol. Die Median-Ebene oder „Sagittal-Ebene“, welche wir durch die prinzipale und sagittale Axe legen, trennt die beiden Antimeren, rechte und linke Körperhälfte; diese erscheinen bei den meisten Amphorideen völlig symmetrisch gleich; nur die einseitige Lage einer Oeffnung bedingt meistens einen geringen Unterschied (auffallend bei *Mitrocystis* und *Pleurycystis*). Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass bei allen *Amphorideen* — ebenso wie bei allen übrigen *Echinodermen* — eine gewisse Ungleichheit beider Antimeren schon durch die primär einseitige Lage des Hydroporus bedingt ist, wenn dieselbe auch äusserlich wenig oder gar nicht hervortritt. Dann würde also, streng genommen, die ideale bilaterale Grundform sämmtlicher Amphorideen nicht eudipleurisch (völlig *symmetrisch*) sein, sondern dysdipleurisch (mehr oder weniger *asymmetrisch*).

3. Der völlige Mangel der Radial-Struktur in der Theca sämmtlicher *Amphorideen* muss hier noch besonders betont werden; denn er gehört zu jenen höchst wichtigen Merkmalen dieser Klasse, welche dieselbe vor allen übrigen Echinodermen unterscheiden. Zwar wird fast allgemein angegeben, dass alle *Cystoideen* (— zu denen man bisher die *Amphorideen* rechnete —) ebenso „Radiaer-Thiere“ seien, wie alle übrigen Echinodermen; aber vergebens fragt man nach irgend einer Begründung dieser weittragenden Behauptung. Die bilateral-symmetrischen *Anomocystiden* zeigen keine Spur von Radial-Struktur, ebenso wenig als die Helminthen und Crustaceen, denen sie äusserlich oft so ähnlich sind; und dasselbe gilt von den monaxonen *Aristocystiden*, welche viel äussere Aehnlichkeit mit Ascidien besitzen. Nur eine Familie der Amphorideen könnte in dieser Beziehung Zweifel erwecken, die *Palaeocystiden*; hier ist der Mund von einem Kranze von Brachiolen (— oder „skeletalen Mundfühlern“ —) umgeben: 3 bei den *Trinemacystiden*, 5 bei den *Echinosphaeriden*, 15—25 bei den *Acanthocystiden*. Allein dieser strahlige Fühler-Kranz der Palaeocystiden lässt nicht den mindesten Einfluss auf die bilaterale oder monaxone Grundform ihrer Theca erkennen, oder auf irgend einem Theil ihrer übrigen Organisation; er verhält sich vielmehr genau so, wie der „radiale Tentakel-Kranz“ bei festsitzenden bilateralen Metazoen verschiedener Klassen: Bryozoen, Ascidien,

Rotatorien u A. (— *Stephanoceros* mit pentaradialem Fühler-Kranz! Vergl. Taf. V, Fig. 12 —). So wenig man desshalb diese Helminthen als „Radiär-Thiere" betrachtet, so wenig ist dies bei den Amphorideen gestattet.

4. Der Stiel oder Schwanz der Amphorideen (*Pedunculus*, *Cauda*). Die Mehrzahl der *Amphorideen* scheint (im erwachsenen Zustande) auf dem Boden des Meeres eine festsitzende Lebensweise geführt zu haben, gleich den meisten *Cystoideen*. Von vielen Autoren wird das für alle Echinodermen angenommen, welche wir zu dieser Klasse rechnen. Eine genauere Untersuchung des sogenannten „Stieles", der zur Anheftung dienen sollte, und eine kritische Erwägung seiner Beziehungen zur Grundform und zur Lebensweise dieser Benthos-Thiere hat mich jedoch zu der Ueberzeugung geführt, dass ein grosser Theil der Amphorideen — und besonders der bilateralen *Amphoralien* — freie Ortsbewegung besass und sich nur zeitweise (oder gar nicht) am Boden festsetzte; theils direkt mit dem Aboral-Pol der Theca, theils mittelst eines Stieles. Dieser sogenannte „Stiel" ist nur bei sehr wenigen Gattungen dieser Klasse ähnlich entwickelt wie bei vielen Cystoideen und bei den meisten Crinoideen. Ich unterscheide folgende Fälle als wahrscheinlich: I. Anomocystida (Taf. II, Fig. 1—16). Der „Stiel" ist gegliedert, dorsoventral abgeplattet, am Proximal-Ende vorne breit und nimmt nach hinten gegen das Distal-Ende stark ab; es scheint, dass die ringförmigen Stiel-Glieder sich oft gleich den Röhren eines Teleskops in einander schieben konnten, ähnlich wie die „Schwanzringe" am hinteren Schwanz oder „Fuss" der Rototorien — und wie bei diesen dürfte auch bei den Anomocystiden der kräftige muskulöse Schwanz bald als Organ der freien Ortsbewegung, bald als Werkzeug der Anheftung (mit dem Distal-Ende) fungirt haben. II. Die Eocystida (Taf. V) die wir uns als verbindende Uebergangs-Formen von den freilebenden Würmer-Ahnen zu den *Anomocystiden* vorstellen, werden sich vermuthlich ähnlich den letzteren verhalten haben. III. Ein Theil der monaxonen Amphoronia war zwar nicht festgewachsen, steckte aber mit dem grössten Theile der Theca (oder doch deren unterer Hemisphäre) im Schlamme (ähnlich vielen Acephalen), so besonders diejenigen *Aristocystiden*, deren eiförmige Theca unten am Aboral-Pol zugespitzt ist (*Deutocystis*). Bei einigen Aristocystiden (*Craterina*, *Aristocystis*) ist das Basal-Ende der konischen oder eiförmigen Theca unten abgerundet und zeigte eine grubenförmige Vertiefung; wahrscheinlich diente diese „Zapfenhöhle" zum Umfassen eines fremden Körpers beim Ansetzen (wie bei manchen Ascidien und Korallen). Das Individuum von *Aristocystis*, an welchem BARRANDE unten in der Zapfenhöhle eine Spirale abbildet (12, Pl. 10, Fig. 14—16), sass wahrscheinlich auf den Scheitel einer Schnecken-Schale auf. IV. Viele Aristocystida (Taf. II, Fig. 17—28) waren am Aboral-Pol des birnförmigen oder fast kugeligen Körpers unmittelbar aufgewachsen, oder die birnförmige Kapsel verdünnt sich hier allmählich und wird zu einem kurzen, ungegliederten Stiel; seine weite konische Höhle ist der unterste Theil der Leibeshöhle. V. Bei den meisten Palaeocystida (Taf. I), sowie bei einigen anderen Amphorideen (*Dendrocystis*, *Achradocystis*) entwickelt sich dieser basale Stiel-Fortsatz zu einem selbständigen, scharf abgesetzten

Stiel, der geringelt ist oder in eine Reihe von Gliedern zerfällt, wie bei den meisten Crinoideen und einem Theile der Cystoideen.

5. Thecal-Ostien der Amphorideen. Bei allen Amphorideen lässt die Theca deutlich die beiden Darm-Oeffnungen erkennen, den centralen Mund (am Oral-Pol der Hauptaxe) und den excentrischen After, welcher in einiger Entfernung davon in der Mittellinie der Bauchseite liegt. Dazu kommt bei den meisten Gattungen dieser Klasse noch eine dritte Oeffnung, die zwischen beiden liegt und wohl mit Recht als Geschlechtsöffnung (Gonoporus) gedeutet wird; wahrscheinlich ist dieselbe allgemein verbreitet und nur in einigen Gattungen wegen ihrer geringen Grösse oder versteckten Lage übersehen (*Holocystis? Dendrocystis?*). Endlich zeigt *Aristocystis* auch sehr deutlich eine vierte Oeffnung (Hydroporus?) in der Nähe des Mundes.

A. Der Mund (*Osculum*) liegt bei allen Amphorideen am Oral-Pol der Hauptaxe, zeigt aber in seiner Form und Ausbildung mancherlei Verschiedenheiten. — Bei den bilateralen Anomocystiden, Taf. II, Fig. 1—16 (— und wahrscheinlich ebenso bei vielen Eocystiden-Ahnen —) liegt die Mundöffnung vorn auf der Bauchseite (unter dem Stirnrande des Rückenschildes) und bildet einen transversalen Spalt, welcher meistens breit ist, entsprechend der Distanz der beiden lateralen Brachiolen oder Mundarme; rücken diese nahe zusammen (bei einigen Arten von *Pleurocystis*), so wird auch der Mundspalt klein. Bei *Mitrocystis* erscheint das kurze und breite Mundrohr in Längsfalten gelegt oder durch einen Platten-Kranz gestützt (ähnlich dem Kalkring der Holothurien?) Auch bei *Aristocystis* ist der Mund noch ein breiter Querspalt; bei den meisten übrigen Aristocystiden (Taf. II, Fig. 17—28) ist er kreisrund, bisweilen in ein kurzes cylindrisches Mundrohr verlängert, dessen Mündung glatt abgeschnitten ist (*Deutocystis*, *Orocystis*, *Heliocystis* u. A.); bei *Dendrocystis* verlängert sich dieses Mundrohr zu einem ansehnlichen Rüssel. Bei den Palaeocystiden (Taf. I) wird die Gestalt der Mundspalte durch die Zahl der Mundarme bestimmt, welche von ihrem Rande abgehen; sie ist dreispaltig bei *Arachnocystis* und *Echinosphaera*, fünfspaltig bei *Palaeocystis*, ein Längsspalt bei *Comarocystis* (mit 2 lateralen Arm-Paaren).

B. Der After (*Anus*) liegt wahrscheinlich stets excentrisch in der Mittellinie der Ventral-Seite und ist meistens mit einer ansehnlichen „Klappen-Pyramide" bedeckt, welche auch bei den Cystoideen und bei einigen Holothurien wiederkehrt (*Psolus* u. A.). Bei den bilateralen Anomocystiden scheint dieselbe zu fehlen oder doch sehr klein zu sein; überhaupt ist die Lage und Beschaffenheit des Afters in dieser Familie zweifelhaft, und die Deutung, die wir derselben unten geben werden, ganz unsicher. Vielleicht liegt der After bei allen Anomocystiden versteckt auf der Bauchseite, am Ausschnitte der Schwanzwurzel; dann würde die asymmetrische Oeffnung (links), welche wir unten als After deuten werden, vermuthlich der Gonoporus sein. Bei den Aristocystiden und Palaeocystiden ist der After stets deutlich zu erkennen, bald nahe dem Munde gelegen, bald entfernt auf der Bauchseite. Die Klappen-Pyramide, welche ihn bedeckt, ist aus einer wechselnden Zahl von dreieckigen Tafeln zusammengesetzt (3—15, meistens 5 oder 6).

C. Die Geschlechts-Oeffnung (*Gonoporus*). Zwischen Mund und After liegt bei den meisten Amphorideen (— vielleicht bei allen? —) eine kleinere „dritte Oeffnung", welche früher für den After gehalten wurde, jetzt aber als Genital-Porus gedeutet wird. Indem wir uns dieser neueren Deutung anschliessen (sowohl für die Amphorideen, wie für die Cystoideen), stützen wir uns hauptsächlich auf die Homologie mit den Holothurien. Da wir alle Angehörigen dieser drei niederen Echinodermen-Klassen als Monorchonien betrachten, dürfen wir auch für alle eine einfache Genital-Oeffnung annehmen. Gewöhnlich ist dieselbe ein kleines rundes Loch, bisweilen mit einer Klappen-Pyramide bedeckt. Meistens liegt sie etwas asymmetrisch, nicht in der Mittellinie der Bauchfläche, sondern etwas seitlich von derselben auf der linken Seite. Bei *Aristocystis* liegt sie auf der rechten Seite; diese Gattung ist auch dadurch ausgezeichnet, dass sie noch eine „vierte Oeffnung" besitzt — wahrscheinlich den Hydroporus? —; sie liegt gleich hinter dem rechten Mundwinkel. Bei den übrigen Amphorideen dürfte gewöhnlich der *Hydroporus* mit dem (gleich dahinter gelegenen) *Gonoporus* verschmolzen sein. *Deutocystis* ist dadurch ausgezeichnet, dass in der Mitte zwischen Mund und After, asymmetrisch links von der ventralen Mittellinie, eine grössere herzförmige Oeffnung liegt, welche dreitheilig ist; wahrscheinlich sind die beiden paarigen hinteren Löcher derselben Genital-Poren, das vordere unpaare der Hydroporus (wie bei der Tiefsee-Holothurie *Elpidia purpurea*). Sehr unsicher ist die Lage und Bedeutung der Thecal-Ostien bei den *Anomocystiden* (Vergl. unten). *Pleurocystis* zeichnet sich unter diesen durch den Besitz von drei grossen dorsalen „Kamm-Rauten" aus, welche den übrigen fehlen; die beiden vorderen lateralen sind vielleicht Madreporiten (?), die hintere unpaare ein Gonoporus (?).

6. Der Kapsel-Panzer der Amphorideen. Als vier verschiedene Hauptformen der Skeletbildung unter den Amphorideen unterscheide ich: I. den Leder-Panzer der *Eocystiden*, II. den bilateralen Tafel-Panzer der *Anomocystiden*, III. den irregulären Platten-Panzer der *Pirocystiden* und *Palaeocystiden*, und IV. den subregulären Tafel-Panzer der *Orocystiden*. A. Die Eocystida (Taf. V, Fig. 10—15), als die gemeinsame Stammgruppe aller Echinodermen, besassen wohl noch keinen zusammenhängenden Platten-Panzer, sondern einen Leder-Panzer, verstärkt durch ein primitives Stückel-Skelet; ähnlich wie bei den *Holothurien* waren in dem verdickten Corium sehr zahlreiche kleine Kalk-Stücke (Spicula, Stäbe, Vierstrahler, Rädchen, Plättchen u. s. w.) ohne festen Zusammenhang eingestreut. Ebenso wenig wie bei den *Holothurien*, war auch bei den *Eocystiden* dieses primitive Dermal-Skelet der Erhaltung in fossilem Zustande fähig; diese wurde nur dann möglich, wenn die Täfelchen grösser wurden und sich locker an einander legten; vielleicht ist *Lapillocystis fragilis* aus dem böhmischen Cambrium der Ueberrest einer solchen Eocystide? (12, Pl. 2, Fig. 27—30.)

B. Die Anomocystida (Taf. II, Fig. 1—16) zeichnen sich vor allen übrigen Echinodermen sowohl durch die rein bilaterale Zusammensetzung als durch die eigenthümliche Struktur ihres Tafel-Panzers aus. Derselbe gleicht äusserlich eher

dem Panzer einer niederen Crustacee oder selbst einer Schildkröte, als der Theca irgend eines Echinodermen. Entsprechend der starken dorsoventralen Depression des bilateral-symmetrischen Körpers besteht der Panzer hier aus einem konvexen Rückenschild und einem konkaven oder planen Bauchschild; beide sind verbunden durch einen marginalen Panzer-Gürtel (oder durch eine dehnbare Gürtel-Haut?). Bei den ältesten Formen (*Trochocystis*) sind beide Schilder in ähnlicher Weise aus zahlreichen kleinen polygonalen Täfelchen zusammengesetzt, ohne bestimmte Anordnung. Bei *Placocystis* verschmelzen dieselben sowohl oben wie unten in der Weise, dass der dorsale und der ventrale Panzer aus wenigen grossen Tafeln symmetrisch zusammengesetzt erscheint. Bei *Atelocystis* und *Anomocystis* tritt die Concrescenz der Panzer-Platten nur unten in der ventralen Hälfte der Theca ein, bei *Mitrocystis* und *Pleurocystis* umgekehrt nur oben in der dorsalen Hälfte.

C. Die beiden Gruppen der Pirocystida (die grosse Mehrzahl der *Aristocystida*, Taf. II, Fig. 17—28) und der Palaeocystida (Taf. I) besitzen einen Platten-Panzer von sehr primitiver Beschaffenheit. Sehr zahlreiche (meistens mehrere Hundert) kleine polygonale Täfelchen sind ohne alle Ordnung an einander gelegt und meistens durch Naht fest verbunden; seltener scheint die Verbindung der Täfelchen oder „Asseln“ eine lockere zu sein, so dass der gepflasterte Leder-Panzer dehnbar war (so bei *Dendrocystis*, *Craterina* u. A.). Die Panzer-Platten sind bald solid, bald mit feineren oder gröberen „Poren“ versehen (selten mit Doppel-Poren oder Poren-Rauten); aber gewöhnlich (oder immer?) ist die Oberfläche der Theca noch von einer homogenen dichten „Deckschicht“ überzogen, so dass die Poren sich nicht nach aussen öffnen können.

D. Die Orocystida (die jüngere und höher entwickelte Abtheilung der *Aristocystida*) unterscheiden sich von der vorhergehenden Ahnen-Gruppe dadurch, dass die zahlreichen kleinen Panzer-Platten gruppenweise verschmelzen und grössere Tafeln bilden; diese erscheinen meist hexagonal und häufig in transversale Zonen oder longitudinale Reihen ziemlich regelmässig geordnet. Die Versuche, die einzelnen Tafel-Zonen (z. B. bei *Orocystis*, und *Caryocystis*) mit denjenigen der höheren Cystoideen (*Glyptocystida*) und mancher Crinoideen zu vergleichen, sind nutzlos, da bei den Orocystiden ebenso wenig als bei den übrigen Amphorideen eine korrelative Beziehung der einzelnen Tafeln zu bestimmten Organen besteht. Oft sind hier die grossen Tafeln reich mit Ornamenten verziert, mit Rippen-Sternen, konzentrischen Anwachs-Linien, Körner-Reihen und Poren-Rauten. Alle diese Einzelbildungen der äusseren Tafel-Fläche besitzen nur untergeordnetes Interesse und können wohl zur Unterscheidung von Species, aber nicht von grossen Gruppen verwendet werden. Insbesondere besitzen die sogenannten „Poren-Rauten“ der *Orocystiden* durchaus nicht die hohe Bedeutung, die man ihnen bisher fast allgemein zuschrieb (Vergl. unten pag. 22).

7. Brachiolen der Amphorideen. Gleich allen übrigen Echinodermen sind auch die Amphorideen mit Ambuletten ausgestattet, d. h. mit „äusseren Anhängen des Ambulacral-Systems“, welche als Tast- und Greif-Organe, sowie als Kiemen

fungirten. Da aber die thecalen Ambulacren und die perradialen Prinzipal-Kanäle, welche allen übrigen Klassen zukommen, in dieser Klasse gänzlich fehlen, so können wir hier nur die Existenz von Oral-Ambuletten, oder beweglichen „Mundfühlern", mit Sicherheit annehmen. Bei einem Theile der Amphorideen lagern sich in diesen Mundfühlern oder „Oral-Tentakeln" kleine Kalk-Partikeln ab (wie bei vielen Holothurien); und indem diese zu grösseren, gelenkig verbundenen Kalksstücken zusammentreten, entstehen gegliederte Mundärmchen (*Brachiola*). Solche sind uns in versteinertem Zustande (— wenn auch selten vollständig —) von zwei Familien erhalten, von den *Anomocystiden* und den *Palaeocystiden*. Die bilateralen Anomocystida (Taf. II, Fig. 1—16) besassen wahrscheinlich alle ein Paar Brachiolen, welche zu beiden Seiten des Mundes eingelenkt waren; sie erinnern in Lage und Form an die gegliederten Antennen der *Crustaceen*; am stärksten entwickelt sind sie bei *Pleurocystis*, wo ihre Gliederung und Zusammensetzung echten (einzeiligen) Armen von Crinoideen gleicht (mit einer Subvektiv-Rinne, die von zwei Reihen Saumplättchen eingefasst ist). — Die monaxone Theca der polynemalen Palaeocystida (Taf. I) trug dagegen am Oral-Pol einen Peristom-Kranz von mehreren, mindestens drei Brachiolen; meistens sind sie sehr schwach und zart, selten stärker entwickelt. *Arachnocystis* zeichnet sich durch drei sehr lange und schlanke zweizeilige Aermchen aus, *Comarocystis* durch vier einzeilige Brachiolen, welche gegliederte Pinnulae tragen. *Echinosphaera* und *Palaeocystis* besassen fünf Mundarme, die bei ersterer aus dreitheiligem Mundrohr, bei letzterer getrennt entspringen. Bei *Acanthocystis* und *Archaeocystis* steigt die Zahl der dünnen, einzeilig gegliederten Arme auf 15—25. Bei allen diesen Palaeocystiden sind die Mundarme als echte Peristom-Organe anzusehen, gleich den Mundarmen der Holothurien. In den beiden Familien der Aristocystiden und Eocystiden, denen solche Brachiolen ganz fehlen, müssen wir annehmen, dass die Mundfühler weich und unverkalkt blieben.

Die Tafel-Poren der Amphorideen und Cystoideen.

Die Kalktafeln der Lederhaut, welche den Platten-Panzer der Theca zusammensetzen, sind sowohl bei den Amphorideen wie bei den Cystoideen gewöhnlich deutlich porös, und die makroskopischen Poren in denselben zeigen oft eine charakteristische Form und Anordnung. Darauf hin unterschied schon JOHANNES MÜLLER, der zuerst (1854) die wenigen, damals bekannten Cystoideen zu gruppiren versuchte, drei Abtheilungen: 1. Aporita ohne Kelch-Poren, 2. Diploporita mit Doppelporen in Facetten der einzelnen Kelch-Tafeln, 3. Rhomboporita oder Rhombifera, mit Poren-Rauten an den Nähten der Kelch-Tafeln (25, pag. 64, 66). Als vierte Gruppe würden die erst später entdeckten Haploporita anzufügen sein, mit einfachen Kelch-Poren (8, pag. 412). Die meisten jüngeren Autoren folgten dieser Eintheilung und fügten die später entdeckten Gattungen in jene Gruppen ein, so z. B. ZITTEL in seinem „Handbuche" (29, pag. 413). Erschüttert wurde diese herrschende Auffassung erst 1887 durch BARRANDE (12, pag. 30—42); er zeigte: 1. dass bei nahe verwandten

Cystoideen, ja selbst bei verschiedenen Arten einer Gattung (z. B. *Aristocystis*) die Verhältnisse der Porosität sehr variabel sind, 2. dass bei vielen Cystoideen die Panzer-Platten aus drei über einander liegenden Schichten bestehen; sowohl an der inneren als an der äusseren Fläche findet sich eine solide, homogene, nicht poröse Deckschicht („Epiderme interne et externe") und zwischen beiden liegt die dicke kompakte Kalk-Tafel („Enveloppe solide"), welche meistens von Poren durchsetzt ist; 3. die Mündungen dieser Poren-Kanäle sind bald an der inneren, bald an der äusseren Fläche, bald an beiden Flächen durch die Deckschicht geschlossen; 4. die „Poren" können daher nicht die hohe physiologische Bedeutung besitzen, welche man ihnen zuschrieb, in der irrthümlichen Annahme, dass sie sich nach innen und nach aussen öffneten, gleich den ventralen „Kelchporen" der Crinoideen.

Auf Grund dieser wichtigen und sehr sorgfältigen Beobachtungen von BARRANDE wurde die Kritik der Poren weiter ausgeführt durch NEUMAYR (8, pag. 402, 406); er betonte besonders, dass die Poren-Bildungen in den verschiedenen Gruppen eine sehr ungleiche Bildung und Bedeutung besitzen, aber zur systematischen Eintheilung nicht verwerthet werden können. Dagegen hat in neuester Zeit OTTO JAEKEL der Poren-Bildung eine ganz hervorragende Bedeutung zugeschrieben und sie in enge Beziehung zum Ambulacral-System gebracht; er nimmt an, dass die ganze Körperwand der Cystoideen, als der ältesten Echinodermen, anfänglich porös war und Wasser zur Speisung des Ambulacral-Systems eintreten liess; er vergleicht dieses „Hydrophoren-System" mit den „Hydrospiren" der Blastoideen, den ventralen Kelch-Poren der Crinoideen u. s. w. (49, pag. 115).

Meine eigenen Untersuchungen über die Poren der Amphorideen und Cystoideen haben mich zu der Ansicht von NEUMAYR geführt, und zu der Ueberzeugung, dass dieselben weder in physiologischer noch in morphologischer Hinsicht die hohe Bedeutung besitzen, die man ihnen irrthümlich zuschrieb. Dass gerade die Palaeontologen, die sich vorzugsweise mit diesen Bildungen beschäftigten, dabei zu ganz irrthümlichen und unhaltbaren Ansichten gelangten, erklärt sich theils aus ihrer unvollkommenen Kenntniss der Skelet-Struktur der Echinodermen überhaupt, theils aus unbegründeter Vergleichung dieser „Kelch-Poren" der Cystoideen mit den ganz davon verschiedenen Poren-Bildungen anderer Echinodermen. Manche Palaeontologen halten noch heute an der früher herrschenden Ansicht fest, dass der Panzer der Cystoideen, ebenso wie derjenige der Echinideen, eine äussere „Schale" sei, die der cuticularen „Schale" der Mollusken und Crustaceen zu vergleichen sei. Glaubte doch selbst noch BARRANDE, der die feine Struktur des Cystoideen-Panzers so genau kannte, dass derselbe eine solche äussere Schale darstelle und dass das darin verborgene „eigentliche Thier" nur locker mit ihr verbunden sei und sie theilweise verlassen könne. Dem gegenüber muss stets die längst festgestellte Thatsache betont werden, dass alle Echinodermen-Skelete — ohne Ausnahme — innere Dermal-Skelete sind, entstanden durch Ablagerung von kohlensaurem Kalk in der Lederhaut, ganz analog den Schuppen der Fische und den Panzer-Platten der Reptilien. Ursprünglich sind alle diese Corium-Bildungen noch von der Epidermis äusserlich bedeckt. Ebenso wenig als eine Schildkröte oder

ein Gürtelthier aus seiner „Schale“ herauskriechen kann, ebenso wenig ist dies den Amphorideen und Cystoideen möglich.

Verhängnissvoll für die Auffassung der Poren bei den *Cystoideen* war besonders der Umstand, dass schon die ältesten Beobachter derselben sie mit den ambulacralen Poren der *Echinideen*-„Schale“ verglichen; *Echinus* und *Echinosphaera* erschienen ihnen als nächst verwandte Formen. Da die Poren bei den *Echinideen* zum Austritte der Füsschen dienen, glaubte man auch bei den *Cystoideen* ohne Weiteres dasselbe annehmen zu können. Dieser Vergleich war aber eben so wenig berechtigt, wie derjenige mit den dorsalen Haut-Poren der *Asterideen*, durch welche deren fingerförmige Papular-Kiemen austreten. Wieder ganz anderer Art sind die ventralen Kelchporen in der Kelchdecke der *Crinoideen*, welche abgelösten Distal-Theilen von Steinkanälen entsprechen. Man darf diese echten „Hydroporen“, welche hydrocölen Ursprungs und entodermal sind, nicht mit den äusseren Dermoporen der Cystoideen vergleichen, welche im Corium liegen und ganz verschiedenen (mesodermalen) Ursprung haben.

Die Litteratur über die Kelchporen der Cystoideen ist der umfangreichste und detaillirteste Theil ihrer gesammten Morphologie — und nach meiner Ueberzeugung zugleich der werthloseste Theil derselben. Die Verwirrung und die Widersprüche, welche sich sowohl in der Beschreibung als in der Deutung der Poren finden, sind so gross, dass es heute noch unmöglich ist, sich davon ein klares Bild zu machen. Es gehört zu den dringendsten Aufgaben in der weiteren Erforschung dieser ältesten Echinodermen, dass mit Hülfe der neueren Untersuchungs-Methoden (besonders von vertikalen und horizontalen Schliffen) zunächst die anatomischen und histologischen Verhältnisse genau festgestellt und verglichen werden, besonders das Verhalten der Poren-Kanäle zu der inneren und äusseren Deckschicht der Tafeln. Soweit ich selbst im Stande war, mir Klarheit darüber zu verschaffen, bin ich zu folgenden Schlüssen gelangt:

1. Sämmtliche Thecal-Poren der *Amphorideen* und *Cystoideen* — eben sowohl die einfachen Poren-Kanäle in den Panzer-Platten, als die „Doppel-Poren“ einzelner Gruppen, und die „Poren-Rauten“ der Mehrzahl, — sind Hohlräume des Tegumentes, welche dasselbe nicht vollständig durchsetzen.

2. Niemals durchbrechen diese dermalen Poren-Kanäle vollständig die Leibeswand, so dass sie eine direkte Verbindung zwischen dem umgebenden Seewasser und der inneren Leibeshöhle vermitteln könnten.

3. Niemals stehen die dermalen Poren-Kanäle in einer direkten morphologischen oder physiologischen Beziehung zum Ambulacral-System oder zu dessen Ursprungs-Organ, dem Hydrocoel; insbesondere sind sie nicht gleichwerthig den „ventralen Kelch-Poren“ in der Kelchdecke der Crinoideen. Auch zeigen die Gruppen der Poren-Kanäle niemals eine radiale Anordnung und eine gesetzmässige Beziehung zum Anthodium.

4. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass ein grosser Theil dieser Poren-Kanäle im lebenden Thiere mit unverkalktem Bindegewebe erfüllt und von ernährenden Blutgefässen durchzogen war, ähnlich den „Haversischen Kanälen“ in den

Knochen und Panzer-Platten der Wirbelthiere; dies gilt namentlich von den „Poren-Rauten“, und von den „einfachen Poren-Kanälen“, welche regellos vertheilt in grosser Zahl die dicken Panzer-Platten von *Aristocystis*, *Craterina* u. A. durchziehen, gerade oder gebogen von der inneren zur äusseren Fläche aufsteigend.

5. Ein anderer Theil dieser Poren-Kanäle hat vielleicht sich direkt nach aussen geöffnet, partiellen Eintritt von Wasser in das Tegument gestattet und somit die Respiration vermittelt (— wie vielfach angenommen wird —); oder es haben sich an der Oberfläche der Haut dünnhäutige (einem Handschuhfinger ähnliche) Papular-Kiemen erhoben, die aussen von Seewasser umspült waren, innen aber Blut aus dem Corium zugeführt erhielten. Vielleicht standen derartige Kiemenschläuche, ähnlich denjenigen der *Asterideen*, paarweise auf den „Doppel-Poren“, welche zahlreich in Grübchen oder auf Wärzchen der Tafeln mehrerer Familien sich finden (Viele *Pomocystiden*, *Fungocystiden*, ein Theil der *Agelacystiden* u. A.)

6. Die sogenannten „Poren-Rauten“, welche der Mehrzahl der Amphorideen und Cystoideen zukommen, deuten schon durch ihre Vertheilung und Lage an den Verbindungs-Nähten der Panzer-Platten darauf hin, dass sie diesen ernährende Blutgefässe zuführten; denn in diesen Nähten findet das Wachsthum der Tafeln statt, wie es oft die konzentrischen Anwachs-Linien deutlich zeigen. Die parallelen Rauten-Kanäle stehen senkrecht auf der Sutur zwischen je zwei Platten; wenn sie kurz und von gleicher Länge sind, erscheint die Sutur als ein quergestreiftes Band (z. B. *Palaeocystis,* Taf. I, Fig. 5B); wenn dagegen die Kanäle in der Mitte der Naht am längsten sind und nach beiden Enden derselben gleichmässig an Länge abnehmen, bilden sie zusammen die charakteristische Rhomben-Figur. Jeder Kanal schloss wahrscheinlich ein Blutgefäss ein, welches an beiden Enden des Röhrchens in das Bindegewebe eintrat, das die Oberfläche der Tafel bekleidete.

7. Indessen ist es auch möglich, dass ein Theil der Naht-Kanäle in den „Poren-Rauten“ bloss Bänder einschloss, welche quer über die Sutur von einer Platte zur andern gingen — bei beweglichen Panzern vielleicht auch kleine Hautmuskeln, welche eine geringe Verschiebung der Platten ermöglichten (wie bei der Ascidie *Chelyosoma*, Taf. V, Fig. 8). Bei manchen älteren Amphorideen und Cystoideen sehen solche Suturen wie die groben Nähte von zwei Kleider-Lappen oder Leder-Platten aus, die locker zusammengenäht sind, z. B. *Lichenocystis* (Taf. IV, Fig. 22).

8. Die „Poren-Rauten“ der *Cystoideen* sind keineswegs eine besondere, nur dieser Klasse zukommenden Einrichtung, wie früher allgemein behauptet wurde; sie dürfen daher auch nicht zur Charakteristik dieser Klasse und zu ihrer Trennung von den *Crinoideen* benützt werden. Schon Neumayr (8) und Lang (5, pag. 977) haben darauf aufmerksam gemacht, dass ganz dieselben Bildungen auch bei vielen älteren *Crinoideen* und *Echinideen* vorkommen, besonders bei jugendlichen Formen und im Apical-Theil des Kelches. Wachsmuth und Springer (22) haben dieselben bei mehreren *Palacriniden* als tiefgehende parallele Schlitze oder Porenkanäle der Tafeln beschrieben, welche ganz denjenigen der Cystoideen gleichen; bei *Cyathocrinus* fanden sie dieselben nur in den älteren silurischen Species ausgebildet, nicht in den jüngeren, devonischen

und carbonischen Arten (22, I, pag. 84). Die unübertrefflich schönen und naturgetreuen Abbildungen, welche ANGELIN (13) von zahlreichen silurischen *Amphorideen*, *Cystoideen* und *Crinoideen* gegeben hat, beweisen überzeugend, dass die stufenweise Entwickelung der Poren-Rauten in mehreren Familien aller drei Klassen in ganz analoger Weise polyphyletisch sich vollzogen hat. (Vergl. z. B. von den Amphorideen *Echinosphaera* und *Caryocystis*, 13, Tab. 14; von den Cystoideen *Sycocystis* (= *Echinoencrinus*, Tab. 13), von den Crinoideen *Crotalocrinus*, Tab. 7, 8, 17, etc., *Corymbocrinus*, Tab. 9, *Marsupiocrinus*, Tab. 10 u. s. w.) Ja sogar dieselbe charakteristische Ausbildung von „Poren-Triangeln", welche einige Cystoideen in den Knoten-Punkten von je drei zusammenstossenden Tafeln zeigen, kehrt in einigen Crinoideen wieder (z. B. *Eucrinus*, Tab. 10, *Melocrinus* und *Abacocrinus*, 13, Tab. 7 und 23). Und doch hat man trotzdem bis in die neueste Zeit die Palacrinide *Porocrinus* zu den Cystoideen gestellt und von dem sonst gleichgebauten *Poteriocrinus* getrennt — bloss weil die erstere in den Knotenpunkten zwischen je drei Kelchtafeln eine winzige dreieckige Ergänzungstafel mit „Poren-Rauten" zeigte, die letztere dagegen nicht. Ueberhaupt ist es auffallend, dass die meisten Palaeontologen den Poren-Rauten der *Crinoideen* gar keine oder nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt haben, während sie denselben Bildungen bei den *Cystoideen* den höchsten morphologischen und systematischen Werth beilegten. Diese befremdende Thatsache erklärt sich zum Theil wohl durch die falsche Deutung dieser Tegument-Bildungen, zum Theil dadurch, dass die Aufmerksamkeit und das Interesse der Palaeontologen bei den Crinoideen durch andere Verhältnisse gefesselt war, vor Allem durch die Zahl und Anordnung der Tafeln im Kelche, durch die Bildung der Arme u. s. w. Bei den einfacher gebauten Cystoideen war dies nicht der Fall. In der Klasse der *Echinideen* kommen dieselben Poren-Rauten seltener vor (bei *Palechiniden*, *Saleniden* u. A.); hier hat Niemand darauf irgend welchen Werth gelegt.

9. Die Kamm-Rauten (*Pectinirhombi* — „*Pectinated rhombs*" —) sind eigenthümliche Bildungen der Theca, welche nur in der einen Familie der *Callocystida* allgemein verbreitet vorkommen, bei den *Glyptocystida* in einigen Gattungen; unter den alten und weit entfernten *Anomocystida* scheint sie nur das Genus *Pleurocystis* zu besitzen (?). Die Kamm-Rauten haben äusserlich grosse Aehnlichkeit mit „Poren-Rauten" und werden gewöhnlich von diesen nicht getrennt; auch ist es möglich, dass sie durch weitere Entwickelung aus letzteren hervorgegangen sind. Es ist aber auch möglich, dass diese Aehnlichkeit auf Konvergenz beruht, und nicht auf einem phylogenetischen Zusammenhang der beiderlei Bildungen. Die *Cystoideen*, bei denen Kamm-Rauten vorkommen, sind sämmtlich Megaplacten, mit einer geringen Zahl von grossen Panzer-Platten ausgestattet; meistens zeigen sie nur drei Pectinirhomben, an ganz bestimmten und konstanten Stellen: ein paar adanale hinten zu beiden Seiten des Afters, und eine unpaare frontal-basale unten vorn, dem After gegenüber. Die physiologische Deutung dieser eigenthümlichen Gebilde ist unsicher; wahrscheinlich fungirten sie als Madreporiten. Das Nähere darüber unten bei den *Callocystiden*.

Malacom der Amphorideen.

Die Organisation des Weichkörpers, und namentlich des maassgebenden Ambulacral-Systems, lässt sich bei den palaeozoischen Amphorideen nur insoweit annähernd erkennen, als uns einerseits die vergleichende Morphologie ihrer fossilen Skelete, anderseits die vergleichende Anatomie und Ontogenie der übrigen Echinodermen, dafür unvollkommene Anhaltspunkte liefern. Immerhin halte ich diese Erkenntniss-Quellen für so bedeutungsvoll, dass ich mir daraufhin folgende hypothetische Vorstellungen vom Bau des Malacoms in den vier verschiedenen Familien der Amphorideen gebildet habe: (vergl. hierzu Taf. V.)

1. Tegument-System. Die Hautdecke aller Amphorideen bestand, wie bei den übrigen Echinodermen, aus zwei verschiedenen Schichten, Oberhaut und Lederhaut. Die Oberhaut (*Epidermis*) oder das „äussere Körper-Epithel" überzog die gesammte Oberfläche des Körpers und aller seiner Anhänge als eine einfache Zellenschicht; diese war aus dem *Exoderm* der Larve hervorgegangen und auf einem grossen Theile der Oberfläche mit Flimmer-Haaren bedeckt (— bei den *Eocystiden* vielleicht überall —). Die Lederhaut (*Corium* vel *Cutis*), unmittelbar unter der Epidermis gelegen, war dagegen aus dem *Mesoderm* (bezüglich dem Mesenchym) der Larve entstanden und bildete eine dicke Bindegewebs-Lage, innerhalb deren sämmtliche Skelet-Theile erzeugt wurden.

2. Subvektiv-System. Der besondere Theil des Tegumentes, welcher als *Subvektiv-* oder *Epineural*-System in der Morphologie und Physiologie der Echinodermen eine so wichtige Rolle spielt, erscheint bei den *Amphorideen* weit unbedeutender als bei den *Anthodiaten*. Da das „Anthodium" oder die „Ambulacral-Rosette" der letzteren den ersteren noch gänzlich fehlte, waren auch „*Subvektoren*" oder perradiale Zufuhr-Rinnen an der Theca nicht vorhanden. Vielmehr beschränkte sich ihr Subvektiv-System auf die Ausbildung von Flimmer-Rinnen an der Ventral-Seite der Tentakeln (bei den *Eocystiden* und *Aristocystiden*) oder der Brachiolen (bei den *Anomocystiden* und *Palaeocystiden*); diese „Subvektakeln" führten direkt zur Mundöffnung und vermittelten deren Nahrungs-Zufuhr.

3. Muskel-System. Da die Ausbildung des Muskel-Systems stets in Korrelation zu derjenigen des Skelets steht, werden sich die vier Familien der Amphorideen darin ziemlich verschieden verhalten haben. Die *Eocystiden*, deren bewegliche Lederhaut nur ein unzusammenhängendes Spicular-Skelet enthielt, besassen noch die ursprüngliche, durch Vererbung übertragene Muskulatur ihrer Vermalien-Ahnen, einen „subkutanen Hautmuskelschlauch", der aus einer äusseren Ringmuskel-Schicht und einer inneren Längmuskel-Schicht bestand. Ihr dickes kontraktiles Perisom wird in ähnlicher Weise wie bei den Holothurien und bei vielen Wurmthieren beweglich gewesen sein. In den drei übrigen Familien hingegen, wo sich im Corium ein festes und zusammenhängendes Tabular-Skelet entwickelte, wird sich die darunter gelegene Muskulatur im grössten Theile des Perisoms rückgebildet haben, um so stärker

entwickelt dagegen an denjenigen Theilen, welche beweglich blieben, an den circoralen Tentakeln und an dem aboralen Stiel oder Schwanz.

4. Nerven-System. Entsprechend der niedrigen Bildungsstufe, auf welcher das centrale Nerven-System bei den Echinodermen überhaupt stehen bleibt, wird es auch bei deren niedersten und ältesten Klasse eine höchst primitive Bildung besessen haben. Es bestand wahrscheinlich bei allen Amphorideen aus einem circoralen Nervenring, welcher seine ursprüngliche superficiale Lage in der *Epidermis* des Mundfeldes beibehielt (wie bei den *Crinoideen* und *Asterideen*). Von diesem runden, den Mund eng umschliessenden Nervenring gingen periphere Nervenfäden an die verschiedenen Körpertheile ab. Es fehlten aber den *Amphorideen* noch ganz die Prinzipal-Nerven, welche allen übrigen Echinodermen zukommen, d. h. jene perradialen Hauptstämme, welche zwischen den ambulacralen Prinzipal-Kanälen und den oberflächlichen Subvektoren in der Körperwand aller *Anthodiaten* verlaufen. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass die ursprüngliche bilaterale Anordnung der peripheren Nerven, welche die Amphorideen von ihren Vermalien-Ahnen durch Vererbung erhalten hatten, bei den meisten (oder allen?) Gliedern dieser Klasse noch fortbestand. Sicher möchten wir dies für die älteren Amphoralien annehmen, die bilateralen *Eocystiden* und *Anomocystiden*; hier werden noch, wie bei den meisten Wurmthieren, ein paar longitudinale laterale Nervenstämme vom Schlundring an das Perisom gegangen sein; bei den Anomocystiden verliefen sie wahrscheinlich in der weichen Marginal-Haut, zwischen Rücken-Panzer und Bauch-Panzer. Aber auch bei den jüngeren Amphoronien (*Aristocystiden* und *Palaeocystiden*), wo die bilaterale Theca sich bereits durch Anpassung an festsitzende Lebensweise in eine monaxone verwandelt hatte, dürften sich diese paarigen Lateral-Nerven noch erhalten haben; auch ihnen fehlten noch die perradialen Prinzipal-Nerven, welche mit den Ambulacren erst bei den *Cystoideen* zur Ausbildung gelangten. Dagegen dürfen wir als sicher annehmen, dass bei allen *Amphorideen* — ebenso wie bei allen *Cystoideen* — vom Nervenring nach vorn besondere Tentakel-Nerven abgingen und an der Oral-Fläche der Tentakeln bis zu deren Spitze verliefen.

5. Sensillen-System. Als besondere Sinnes-Organe können wir bei allen *Amphorideen* die circoralen Tentakeln betrachten, welche in verschiedener Zahl den Mund umgaben: 2 bei *Amphoraea* und den *Anomocystiden*, 3 bei *Eocystis* und *Arachnocystis*, 4 bei *Comarocystis*, 5 bei *Pentactaea*, *Echinosphaera* und *Palaeocystis*, mehr als 5 bei vielen anderen Gattungen (15 bei *Protamphora* und *Acanthocystis*, 25 bei *Palamphora* und *Archaeocystis*, u. s. w.). Bei den zahlreichen Gattungen der *Aristocystiden* lässt sich die Zahl der Oral-Tentakeln nicht bestimmen, da sie hier zart und weichhäutig blieben, wie bei den *Eocystiden*, den *Holothurien* und den Helminthen (*Bryozoen*, *Rotatorien*). In den beiden Familien der *Anomocystiden* und *Palaeocystiden* hingegen sind dieselben wohl erhalten, da die vergrösserten Tentakeln Kalk in ihrer Dorsal-Wand ablagerten und sich so in gegliederte Mundarme oder Brachiolen verwandelten. Da sich hier bisweilen (z. B. bei *Pleurocystis* und *Arachnocystis*) eine Subvektiv-Rinne und als deren Einfassung eine Doppelreihe von

Saumplättchen an der Ventral-Seite der Brachiolen deutlich erkennen lässt, ähnlich wie bei den *Crinoideen*, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Tentakeln gefiedert oder verzweigt waren, ähnlich wie bei dendrochiroten Holothurien. In einigen Gattungen tragen die gefiederten Brachiolen sogar entwickelte Seiten-Zweige, gleich den Pinnulae der Crinoideen, und hier werden wahrscheinlich zahlreiche kleine Tentakeln dritter und höherer Ordnung von den Aesten sich erhoben haben. Die tetranemale *Comarocystis* hat solche gegliederte Pinnulae sehr deutlich konservirt. Der Bau aller dieser Oral-Tentakeln wird ähnlich wie bei den nächstverwandten Holothurien gewesen sein; ihr exodermaler Ueberzug wird theilweise ein differenzirtes Sinnes-Epithel gewesen sein, während die innere Höhle, als Fortsatz des Hydrocoels, eine entodermale Auskleidung von Flimmer-Epithel besass.

6. Darm-System. Vom Darmkanal der Amphorideen sind allgemein die beiden Oeffnungen an der fossilen Theca erhalten, der centrale Mund und der excentrische After (S. oben pag. 16), Gewöhnlich liegen dieselben nicht weit von einander; wir können daraus schliessen, dass das Darmrohr eine hufeisenförmige Biegung gemacht hat, wie bei vielen festsitzenden Helminthen (*Bryozoen*, *Brachiopoden* und anderen *Pleuropygiern*); bei grösseren Formen verlief der Darmkanal vielleicht in einer oder mehreren Spiral-Windungen, wie bei vielen *Crinoideen* und *Echinideen*. Im Uebrigen dürfte der Darmkanal der meisten Amphorideen eine ziemlich einfache Beschaffenheit gehabt haben, wie bei den *Holothurien*. Vermuthlich sind die drei ursprünglichen Abschnitte desselben, der exodermale Vorderdarm (Schlund), der entodermale Mitteldarm (Magen) und der entodermale Hinterdarm (Dünndarm) theilweise deutlich erhalten geblieben. Das dorsale Mesenterium, welches ursprünglich bei allen Astrolarven das Darmrohr am Perisom befestigt und die beiden Coelomtaschen trennt, hat vielleicht bei den älteren Amphorideen noch sehr primitive Bildungs-Verhältnisse gezeigt, während es bei den jüngeren Formen, den Windungen des verlängerten Enteron folgend, komplizirte Drehungen und Lage-Veränderungen annahm, ähnlich wie bei Holothurien, Crinoideen, Echinideen u. s. w.

7. Coelom-System. Die geräumige Leibeshöhle, welche wir in der Theca aller Amphorideen finden, ist sicher zum grössten Theile von zwei voluminösen Organen erfüllt gewesen, dem Darmrohr und den Geschlechts-Drüsen. Der übrige Theil derselben dürfte mit demselben Fluidum (— einer Mischung von Seewasser und Blut? —) ausgefüllt gewesen sein, wie bei den übrigen Echinodermen. Wie bei diesen, ist sicher das Coelom aus ein paar lateralen Enterocoel-Säcken entstanden, welche den hinteren Abschnitt der beiden primären, aus dem Mitteldarm hervorgewachsenen Coelom-Taschen darstellten, deren vorderer Abschnitt die beiden Hydrocoel-Säcke lieferte. Vielleicht wird auch das ventrale Mesenterium, als mediane Scheidewand zwischen beiden Säcken, gegenüber dem dorsalen Gekröse, theilweise erhalten geblieben sein. Im Uebrigen wird sich die spätere Leibeshöhle als „Megacoel" bei den Amphorideen wohl ganz einfach verhalten haben, ähnlich wie bei den *Holothurien*; insbesondere fehlten die komplizirten Sinus-Bildungen, welche als separirte Kammern des sekundären Coelom bei den höheren Echinodermen (*Pentorchonien*)

eine so grosse Rolle spielen; sicher fehlte der Paraxon-Sinus, ebenso wie die Paraxon-Drüse und der damit verbundene ringförmige Genital-Sinus.

8. Blutgefäss-System. Das eigenthümliche System von „wandungslosen Konnektiv-Lakunen" oder von „bluterfüllten, netzartig verbundenen Hohlräumen im Bindegewebe", welches neuerdings für alle Echinodermen als „absolut charakteristisch" gilt (5, pag. 1040), ist vermuthlich schon bei der Stammgruppe der Amphorideen allgemein vorhanden gewesen. Ich deute als solche Blutgefässe die „Poren-Kanäle" in den Tafeln der Theca, über deren anatomisches Verhalten und physiologische Bedeutung die Ansichten so weit aus einander gehen (Vergl. oben pag. 21). Insbesondere glaube ich, dass die „einfachen Poren-Kanäle" in der dicken Schale der *Pirocystiden*, die „Rauten-Kanäle" in den Poren-Rauten der *Orocystiden* und *Palaeocystiden* nichts Anderes waren als ernährende Blutgefässe des Corium; besonders scheint mir das Verhalten der Rauten-Kanäle zu den Suturen zwischen den benachbarten Panzer-Platten (— in welchen deren Wachsthum stattfindet! —) zu Gunsten jener Annahme zu sprechen. Ausserdem haben wahrscheinlich alle Amphorideen, gleich den nächstverwandten Holothurien, zwei grosse Darmgefässe besessen, ein dorsales und ein ventrales, — uralte Erbstücke von den praecambrischen Vermalien-Ahnen.

9. Genital-System. Die vergleichende Anatomie der Amphorideen und der übrigen Echinodermen gestattet uns die sichere Annahme, dass die *Amphorideen* Monorchonien waren, gleich den *Cystoideen* und *Holothurien*. Da die Pentaradial-Struktur in dieser ältesten Echinodermen-Klasse überhaupt noch nicht ausgebildet und an ihrer fossilen Theca keine Spur derselben zu finden ist, so erscheint die Möglichkeit, dass die Amphorideen fünf Gonaden besassen (gleich den den *Pentorchonien*) für uns ganz ausgeschlossen. Sicher waren nur ein Paar Gonaden vorhanden, wie bei den Holothurien und bei den Helminthen-Ahnen, und dem entsprechend fehlte auch die Paraxon-Drüse der *Pentorchonien*, jenes räthselhafte „Axial-Organ oder Dorsal-Organ" der höheren Echinodermen, welches nach unserer Ansicht aus dem Gonaden-Stamm der Monorchonien durch Arbeitswechsel entstanden ist. Wahrscheinlich besassen die Gonaden bei allen Amphorideen eine sehr einfache Bildung; sie lagen als ein Paar laterale Schläuche, oder meistens wohl verästelte oder traubenförmige Drüsen, in den beiden Seitenhälften der Leibeshöhle, getrennt durch das dorsale Mesenterium, in welchem ihr gemeinsamer Ausführgang eingeschlossen war und aufsteigend zum Tegument verlief. Hier mündete der *Gonoductus* nach aussen durch den *Gonoporus*, die einfache unpaare Geschlechtsöffnung, welche bei den meisten Amphorideen zwischen Mund und After zu finden ist, meistens etwas links (seltener rechts) von der ventralen Mittellinie. Doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bisweilen (oder allgemein?) der Geschlechtsleiter sich in den Enddarm öffnete („Kloake"), und dass jene sogenannte „dritte" Oeffnung der Hydroporus war.

(Zur Erläuterung der vorstehenden hypothetischen Darstellung des Malacoms vergl. Taf. V nebst Erklärung.)

Ambulacral-System der Amphorideen.

Das charakteristische Ambulacral-System der Echinodermen, welches diesem ganzen Thier-Stamme seinen exklusiven Stempel aufdrückt, zeigt in der Klasse der Amphorideen primitivere Bildungs-Verhältnisse, als in allen übrigen Klassen des Stammes. Die typischen Ambulacra, d. h. die eigentlichen „Ambulacral-Felder" mit ihrem zusammengesetzten Bau, fehlen hier noch vollständig, und somit auch die radialen Prinzipal-Kanäle, welche in den Perradien der Theca verlaufen und deren „Radiär-Form" in erster Linie bestimmen. In keiner der vier Familien, welche wir in der Amphorideen-Klasse unterscheiden, besteht irgend eine Andeutung von Radial-Struktur der Theca. Wir müssen daher annehmen, dass das Ambulacral-System hier noch auf jener primitiven Bildungs-Stufe stehen geblieben war, welche uns die vergleichende Ontogenie vorübergehend in dem Pentactula-Stadium der lebenden Echinodermen-Klassen nachweist; es war ein Hydrocircus oder „Wassergefäss-Ring" um den Mund vorhanden, und Fühler-Kanäle, welche von diesem in die Mundfühler gingen; ferner ein Hydroductus oder „Steinkanal", dessen inneres Ende asymmetrisch in den Ringkanal mündete, dessen äusseres Ende auf der Oberfläche der Theca sich direkt nach aussen öffnete. Diese letztere Oeffnung, der Hydroporus, ist der einzige Theil des Ambulacral-Systems der Amphorideen, von welchem ihre fossilen Theca-Reste uns unmittelbar Kunde geben; alle übrigen Verhältnisse desselben müssen wir aus der vergleichenden Anatomie und Ontogenie erschliessen. Die werthvollsten Aufschlüsse geben uns dabei die Holothurien, die einzige noch lebende Echinodermen-Klasse, welche mit den *Amphorideen* und *Cystoideen* zu den Monorchonien gehört. Von den beiden Oeffnungen, welche bei den *Holothurien* zwischen Mund und After liegen (häufig zu einer verschmolzen), ist die vordere der *Hydroporus*, die hintere der *Gonoporus*; wir dürfen schliessen, dass bei den nahe verwandten Amphorideen diese beiden genau in derselben relativen Lage befindlichen Oeffnungen auch die gleiche Bedeutung haben (*Aristocystis* u. A.) Gewöhnlich liegt allerdings zwischen Mund und After nur eine Oeffnung; dann ist wahrscheinlich die Genital-Oeffnung entweder mit dem Hydroporus oder mit dem After vereinigt. Vielleicht mündeten auch bei den meisten Amphorideen die Gonaden in den Enddarm und dann dürfte die „dritte Oeffnung" nur als Hydroporus zu deuten sein. Ueber das Ambulacral-System der vier Familien ist noch Folgendes zu bemerken.

I. Das Ambulacral-System der bilateralen Anomocystiden (Taf. II, Fig. 1—16) ist durchaus problematisch; man könnte vermuthen, dass es hier überhaupt noch nicht selbstständig entwickelt war, oder dass es nur durch ein paar laterale Hydrocoel-Kanäle vertreten war, welche um den Mund herum einen hufeisenförmigen, hinten offenen Bogen bildeten, vielleicht auch einen geschlossenen Ring, von welchem ein paar „Tentakel-Kanäle" zu den beiden gegliederten, antennenähnlichen Brachiolen gingen. Bei *Pleurocystis*, wo die letzteren sehr stark und ansehnlich entwickelt sind, scheinen sie ächten Brachiolen ähnlich gebaut zu sein, mit zwei Reihen Saumplättchen an der Ventral-Seite; diese Gattung ist auch

durch drei dorsale Kamm-Rauten ausgezeichnet; die paarigen vorderen sind vielleicht Madreporiten, die unpaare hintere dagegen „Genital-Porus" (?).

II. Das Ambulacral-System der monaxonen Aristocystiden (Taf. II, Fig. 17—28) ist kaum weniger unsicher, als dasjenige der bilateralen *Anomocystiden*; auch hier fehlt das Anthodium. Als einzige Spur desselben könnte nur der Hydroporus gedeutet werden; aber dieser ist (— als „vierte Oeffnung der Theca" —) nur selten nachweisbar (bei *Aristocystis*); und auch dann ist seine Deutung unsicher. Die Mundöffnung zeigt bei den zahlreichen Gattungen dieser Familie — ebenso bei den *Pirocystiden*, wie bei den *Orocystiden* — keinerlei Andeutung davon, dass etwa Radial-Kanäle von ihr auf die Theca ausgegangen wären. Das pentaradiale Anthodium, welches als „subtegminale Ambulacral-Rosette" von drei Gattungen dieser Familien beschrieben wurde (*Aristocystis*, *Pirocystis* und *Craterina*) gehört nicht zu diesen, sondern zu *Glyptocystiden* (s. unten). Thatsächlich ist an der fossilen Theca der *Aristocystiden* ebenso wenig eine Spur von radialem Körperbau und von einem Ambulacral-System zu entdecken, als bei den äusserlich sehr ähnlichen Ascidien; nur der Bau des Platten-Panzers bei den ersteren, sowie ihre nahen Beziehungen zu *Palaeocystiden* und *Pomocystiden*, haben zu der Annahme geführt, dass sie wirklich Echinodermen seien. (Vergl. unten: „Hydrophora palmata".)

III. Das Ambulacral-System der Palaeocystiden (Taf. I) ist an der Theca dieser Familie ebenso wenig erkennbar, als in den beiden vorhergehenden Familien der Amphorideen; allein hier treten zum ersten Male fossil erhaltene Brachiolen auf, als skeletale „Arme", welche den Mund umgeben. Da der Bau dieser gegliederten Mundarme demjenigen von manchen *Cystoideen* und *Crinoideen* gleicht, da sich insbesondere an ihrer Ventral-Seite bisweilen eine Subvektiv-Rinne und eine Einfassung von zwei Reihen kleiner Saumplättchen erkennen lässt, so glauben wir zu der Annahme berechtigt zu sein, dass unter dieser Rinne ein ambulacraler Arm-Kanal verlief, und dass derselbe Aestchen an die (fossil nicht konservirten) Tentakelchen abgab, die von den Armen getragen wurden. Die „Mundarme" waren hier vermuthlich auch schon durch einen geschlossenen Hydrocircus verbunden, der den Mund umgab. Es fehlten aber noch vollständig die eigentlichen „Prinzipal-Kanäle", die „Radial-Kanäle" der Theca, welche von dem Mundringe centrifugal in aboraler Direktion abgehen. Mit der Entstehung der letzteren bei den *Pomocystiden* und *Fungocystiden* beginnt erst der eigentliche Cystoideen-Typus, und damit das typische Anthodium oder die „Ambulacral-Rosette" der *Anthodiaten*.

IV. Das Ambulacral-System der Eocystiden — und namentlich der *Amphoraeiden*, als der gemeinsamen Stamm-Gruppe aller Echinodermen — ist uns, da fossile Reste dieser ältesten Stamm-Familie fehlen, nur hypothetisch durch die vergleichende Anatomie der übrigen Amphorideen zugänglich. Wir dürfen danach vermuthen, dass bei den ältesten *Eocystiden* dieses Organ-System noch nicht selbstständig entwickelt, sondern durch ein paar laterale Hydrocoel-Kanäle vertreten war, welche als Excretions-Drüsen fungirten und durch ein paar dorsale Hydroporen nach aussen mündeten. Dann entsendeten dieselben jederseits einen Kanal in die beiden

lateralen Tentakeln (wie bei den Anomocystiden) und verbanden sich vor dem Munde durch eine bogenförmige Anastomose. Später schloss sich dieser hufeisenförmige Bogen zu einem vollständigen Mundring, und nun wuchsen von diesem auch ambulacrale Kanäle in die sekundären Tentakeln hinein, welche sich zwischen den beiden primären lateralen entwickelten. (Vergl. Taf. V.)

Erste Familie der Amphorideen:

Eocystida, E. HAECKEL.

Archaeocystida, E. HAECKEL, 1895, 50, pag. 4.
Protamphorida, E. HAECKEL, ibid. (Vergl. pag. 12).
Taf. V, Fig. 10—15.

Familien-Charakter: Amphorideen mit bilateraler Theca, ohne zusammenhängenden Platten-Panzer, mit dehnbarer Lederhaut, in welche zahlreiche isolirte Kalkstückel eingelagert sein können. Dorsale und ventrale Seite des Körpers mehr oder weniger verschieden. Mund am vorderen oder oberen Pole der Hauptaxe, von kontraktilen Tentakeln umgeben, aber ohne skeletale Brachiolen.

Die Familie der Eocystida (= *Archaeocystida* und *Protamphorida*) bildet die hypothetische Stammgruppe der Amphorideen, und somit sämmtlicher Echinodermen. Wir müssen annehmen, dass diese wichtige Thiergruppe während der cambrischen und präcambrischen Zeiträume durch zahlreiche verschiedene Formen vertreten war und dass diese eine lange Reihe von verbindenden Zwischenformen zwischen den bilateralen Astrelminthen (— den Vermalien-Ahnen der Echinodermen —) und den ältesten pentaradialen Formen des Stammes herstellten. Ob aber unter den fossilen Echinodermen-Resten sich Vertreter dieser palaeozoischen Stammgruppe finden, ist sehr zweifelhaft; denn es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass dieselben noch keinen zusammenhängenden, der Versteinerung fähigen Platten-Panzer besassen, dass vielmehr ihre Skelet-Bildung sich auf die Ablagerung von kleinen isolirten Kalkstücken in der Lederhaut beschränkte, wie bei den Holothurien. Unter den bekannten Petrefacten könnte möglicherweise *Lapillocystis fragilis* hierher gehören, welche BARRANDE aus dem Cambrium von Central-Böhmen beschrieben hat (12, pag. 182, Pl. 2, Fig. 27—30). Das Skelet dieses eiförmigen Körpers, der 28 mm lang und 22 mm breit ist, besteht aus Tausenden von kleinen polygonalen Kalkplättchen, welche unregelmässig geformt sind und ohne bestimmte Ordnung locker in das Corium eingelagert zu sein scheinen.

Die Organisation dieser ausgestorbenen Stammgruppe und speziell ihrer ältesten Stammform, der hypothetischen Amphoraea, lässt sich bis zu einem gewissen Grade durch Verwerthung der mancherlei Anhaltspunkte errathen, welche uns einer-

seits die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Echinodermen bietet, anderseits ihre Palaeontologie und Systematik. Aber wir müssen gleich hinzufügen, dass die dadurch erlangten Vorstellungen nur den Werth von provisorischen Hypothesen haben, und dass sie natürlich abhängen von dem jeweiligen Zustande unserer empirischen Kenntnisse und unseres philosophischen Schlussvermögens. Ich selbst möchte die nothwendige Vorsicht hierbei um so mehr betonen, als ich meine Anschaungen darüber im Laufe der Zeit mehrfach geändert habe. (Vergl. unten die „Aphorismen"). Besondere Schwierigkeiten bereitet dabei der Umstand, dass uns die Organisation der fossilen Amphorideen nur sehr unvollständig bekannt ist, und doch die Form in den einzelnen Familien beträchtliche Verschiedenheiten darbietet. Die *Anomocystiden* haben mit gepanzerten Helminthen (oder selbst Crustaceen) — die *Aristocystiden* mit getäfelten Ascidien grössere Aehnlichkeit als mit ächten Echinodermen; wenn nicht beide Familien durch konnektente Brückenformen mit den *Palaeocystiden*, und durch diese wieder mit den ältesten Cystoideen (*Pomocystiden*) verknüpft wären, würde man nicht berechtigt sein, sie überhaupt für wirkliche Echinodermen zu halten.

Die Pentactaea von RICHARD SEMON, welche dieser scharfsinnige Naturforscher in seinen Studien über „Die Entwickelung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen" (4) so klar definirt und als gemeinsame hypothetische Stammform derselben erläutert hatte, halte ich auch heute noch als solche für bedeutungsvoll; ich habe auch in meiner „Vorläufigen Mittheilung" (50) mich 1895 dahin geäussert, dass ihre hypothetische Organisation derjenigen der fossilen Amphorideen entspricht. Zugleich habe ich dort darauf hingewiesen, dass dieser fünfstrahligen Stammform wahrscheinlich ältere, dreistrahlige und zweiseitige Formen vorausgegangen seien. Die fortgesetzte eingehende Untersuchung der Amphorideen hat mich in dieser Auffassung bestärkt, und ich möchte jetzt an Stelle der früher skizzirten Ahnen-Reihe eher die nachfolgende Stufenreihe (— jedoch nur als heuristische Hypothese! —) in Vorschlag bringen:

I. Erste Stufe: **Amphoraea** (*dinema*), älteste Stammform der Echinodermen im weiteren Sinne! Vertreter der zweiarmigen *Eocystiden*. Körper frei beweglich, bilateral, im Ganzen den ältesten Anomocystiden ähnlich organisirt (*Trigonocystis, Trochocystis*), aber mit lockerem Stückel-Skelet, ohne das feste Tafel-Skelet dieser Familie. Bauchfläche und Rückenfläche waren an dem eiförmigen, bilateral-symmetrischen Körper dieser helminthoiden Stammform verschieden; Mund vorn, After hinten. Ueber dem Munde erhoben sich ein paar hohle Tentakeln, deren Hohlraum in direkter Kommunikation mit ein paar lateralen Hydrocoel-Kanälen stand. Die letzteren, als laterale Ausstülpungen des Mitteldarmes entstanden, und von diesem abgeschnürt, fungirten als Excretions-Organe und mündeten durch ein paar Hydroporen nach aussen. Wahrscheinlich standen beide Hydrocoel-Röhren bereits durch einen transversalen Bogen unter dem Schlunde in Verbindung. (Vergl. Taf. V, Fig. 10.)

II. Zweite Stufe: **Eocystis** (*trinema*). Dreiarmige *Eocystiden*-Gruppe. Zwischen den beiden lateralen Mundfühlern der *Amphoraea* entwickelt sich oben in der

Mitte ein unpaarer dritter Fühler, der Frontal-Tentakel. Dieses trinemale Stadium würde unter den gepanzerten Aristocystiden seine entsprechende Parallel-Stufe in *Arachnocystis* finden. Wahrscheinlich war der Entstehung des dritten Tentakels vorausgegangen die Anpassung an festsitzende Lebensweise (Anheftung des birnförmigen Körpers durch einen aboralen Stiel oder Schwanz), sowie die Verwandlung des subpharyngalen Hydrocoel-Bogens in einen geschlossenen circoralen Ring (Hydrocircus); dieser kam dadurch zu Stande, dass die beiden Schenkel des hufeisenförmigen, den Schlund unten umfassenden Hydrocoel-Bogens oben über demselben zusammenwuchsen und anostomosirten. (Vergl. Taf. V, Fig. 11.)

III. Dritte Stufe: **Pentactaea** (*pentanema*). Fünfarmige *Eocystiden.* Das dreiarmige Stadium der Eocystiden geht in das fünfarmige über, indem die beiden lateralen Tentakeln sich gabelförmig theilen; die Gabelung geht später bis zur Basis derselben herab, die beiden Gabeläste jeder Seite werden selbstständig und rücken auseinander. Dieser hypothetische Prozess findet seine reale Wiederholung in der Familie der gepanzerten Palaeocystiden. Bei *Echinosphaera*, die wir von trinemalen, *Arachnocystis* ähnlichen Ahnen ableiten können, spalten sich die beiden paarigen Brachiolen schon nahe dem Ursprung; bei *Palaeocystis* sind die fünf so entstandenen Arme selbstständig geworden und entspringen getrennt vom Mundrohr; wir bezeichnen dann die beiden vorderen Seiten-Arme (zwischen denen vorn der unpaare Frontal-Tentakel steht) als pectorale, die beiden hinteren als posterale (oder paranale). Dass die fünf Primär-Tentakeln, die auf diese Weise entstanden sind, den ersten Ausgangspunkt für die ganze weitere *Pentanomie der Echinodermen* darstellen, dass von ihnen der fünfstrahlige Bau zunächst des Ambulacral-Systems, und weiterhin aller übrigen Organe veranlasst wird, ist im Sinne der Pentactaea-Theorie jetzt wohl von den meisten Echinologen anerkannt. Besonders bemerkenswerth erscheint mir die Analogie der hypothetischen *Pentactaea* mit der festsitzenden pentanemalen Rotatorie *Stephanoceros Eichhornii* (Taf. V, Fig. 12). Der ausgezeichneten Definition, welche SEMON (4) von seiner *Pentactaea*-Stammform gegeben hat, stimme ich in allen wesentlichen Punkten bei, und besonders in der Annahme, dass das Ambulacral-System derselben bloss aus dem circoralen Hydrocoel-Ring bestand, aus den fünf „Protentakel-Kanälen“, welche von diesen in die fünf Primär-Tentakeln hinein gingen, und aus dem Hydroductus oder dem „primären Steinkanal“, welcher im Dorsal-Mesenterium lag und mit dem inneren Ende in den Hydrocircus, mit dem äusseren Ende durch den Hydroporus nach aussen mündete. Ergänzend wäre noch hinzu zu fügen, dass der birnförmige, durch einen kurzen aboralen Stiel befestigte Körper der Pentactaea asymmetrisch war, indem die Anheftung mit dem rechten Theile der Rückenseite erfolgt war; die Mundscheibe mit dem pentanemalen Tentakel-Kranze wird schief nach links gerichtet gewesen sein. Die geometrische Grundform der Pentactaea zeigte demnach zum ersten Male jene eigenthümliche Verbindung von bilateraler Asymmetrie und pentaradialer Form, welche für den grössten Theil des Echinodermen-Stammes so charakteristisch ist. (Vergl. Taf. V, Fig. 12, 13.)

IV. Vierte Stufe: **Palamphora** (*polynema*). Vielarmige *Eocystiden.* Das pentanemale Stadium der *Pentactaea* geht in das polynemale der *Palamphora* über, indem sich sekundäre Tentakeln zwischen den fünf primären vom Mundringe aus entwickeln; in jeden Tentakel schickt der Hydrocircus einen blinden Ausläufer hinein. Die vergleichende Ontogenie der Echinodermen zeigt uns, dass dieses Wachsthum der Tentakel-Zahl meistens gesetzmässig erfolgt. Wenn sich zwischen den fünf perradialen Primär-Tentakeln fünf interradiale sekundäre entwickeln, entsteht ein Kranz von zehn Mundfühlern, wie ihn viele ältere Holothurien zeigen: *Decamphora.* Wenn dagegen die fünf Primär-Tentakeln sich verlängern und an ihrer Basis paarige Seiten-Aeste treiben, so entstehen Stadien mit 15 Tentakeln (*Protamphora*), mit 25 Tentakeln (*Palamphora*), mit zahlreichen (7 × 5 oder mehr) Mundfühlern. Diese Bildungsstufen entsprechen denjenigen, die sich unter den ältesten Cystoideen, den *Pomocystiden*, wiederholen, wenn die fünf Primär-Tentakeln, in aboraler Direktion auf die Theca wandernd, fünf perradiale Prinzipal-Kanäle bilden und diese paarweise stehende, laterale Seitenäste treiben (Vergl. unten das System der Pomocystiden). Die fossile *Lapillocystis fragilis* aus dem böhmischen Cambrium hat wahrscheinlich zur Gruppe der Palamphoriden gehört. (Vergl. Taf. V, Fig. 13—15.)

Man kann die vier vorstehend aufgeführten Typen der Eocystiden, die vermuthlich in der cambrischen und präcambrischen Zeit durch viele verschiedene Genera und Species vertreten waren, als Vertreter von vier Subfamilien dieser Gruppe betrachten, und diese wieder zu zwei Familien vereinigen: *Amphoraeida* und *Pentactaeida.* Die Familie der Amphoracida würde dann die dinemalen Amphorellina (*Amphoraea* und Verwandte) umfassen, die Familie der Pentactaeida dagegen die trinemalen Eocystellina (*Eocystis*), die pentanemalen Pentactellina (*Pentactaea*) und die polynemalen Palamphorellina (*Palamphora*).

Zweite Familie der Amphorideen:

Anomocystida, WOODWARD, 1880.

Anomalocystida, WOODWARD, 1880; 26, pag. 193, Pl. VI.
Pleurocystida, NEUMAYR, 1889; 8, pag. 413.
Pleurocystida, BERNARD, 1895; 30, pag. 206.
Anomalocystida, ZITTEL, 1895; 7, pag. 156.
Anomocystida, E. HAECKEL, 1895; 50, pag. 6.
Taf. II, Fig. 1—16.

Familien-Charakter: Amphorideen mit bilateraler, stark dorso-ventral deprimirter Theca und zusammenhängendem Platten-Panzer; dorsaler und ventraler Panzer mehr oder weniger verschieden, meistens durch einen Marginal-Gürtel getrennt.

[illegible] auf der [illegible] mit ein paar [illegible].

[illegible] umfasst eine Anzahl von [illegible] welche in [illegible] gehören; [illegible] vollkommen [illegible] in [illegible] neben dem Munde sitzen ein paar [illegible]; unten [illegible] einem [illegible] Konvergenz [illegible] erklärbar und [illegible] wenn auch in der Jugend mit dem [illegible] und sich kriechend, vielleicht selbst [illegible] mitgewirkt zu haben. Die [illegible] der Mund [illegible].

[illegible] wurde diese interessante [illegible] beschrieben [illegible] aus Nord-Amerika und wurden [illegible] beschrieben [illegible] einer ähnlichen britischen [illegible] Mitocystites und Trochocystites; [illegible] Form ist ungenügend bekannt. Ich [illegible] als typische Vertreter der Familie, bei [illegible] und die Endigung [illegible] durch [illegible].

[illegible], welche die Anomocystiden auszeichnet, findet sich allgemein in folgenden neun Eigenthümlichkeiten ausgesprochen: 1. die Theca ist dorsal etwas abgeplattet; die eine, untere Seite, welche bei dem kriechenden Thiere auf dem Boden lag, ist plan oder konkav, die entgegengesetzte obere frei und konvex: erstere kann als ventrale, letztere als dorsale Fläche unterschieden werden. 2. Die horizontale Längsaxe der Theca, identisch mit der vertikalen Hauptaxe der übrigen Amphoriden, ist dadurch bestimmt, dass an ihrem vorderen Ende (Oral-Pol) die Mundöffnung liegt, am hinteren Ende (Aboral-Pol oder Caudal-Pol) der Ansatz des Stieles (Schwanz). 3. Demnach theilt eine ideale Median-Ebene, welche durch diese horizontale Längsaxe und durch die vertikale (Rücken und Bauch verbindende) Sagittal-Axe gelegt wird, den Körper in zwei spiegelgleiche Hälften: rechtes und linkes Antimer. 4. Die Symmetrie dieser beiden Antimeren ist niemals ganz vollkommen, sondern stets mehr oder minder gestört: meistens liegt eine grössere Oeffnung (After?) asymmetrisch auf einer Seite. 5. Diese Asymmetrie ist gewöhnlich auch in der lateralen Anordnung der Panzerplatten angedeutet, indem einzelne links grösser

sind als rechts (oder umgekehrt). 6. Vorn am Munde liegen ein paar Brachiolen oder gegliederte Mundärmchen, ähnlich einem Antennen-Paar; sie fanden sich wahrscheinlich bei allen *Anomocystida*, sind aber nicht überall fossil erhalten.

Die Theca der *Anomocystida* ist allgemein dergestalt dorsoventral abgeplattet, dass von den drei Richtaxen oder *Euthynen* die längste die horizontale Hauptaxe ist, die kürzeste dagegen die vertikale Sagittalaxe; zwischen beiden Euthynen in der Mitte steht die Transversal-Axe (mit rechtem und linkem Pol). Der Umriss der abgeplatteten Panzerkapsel ist bald fast kreisrund oder herzförmig (*Trochocystis*), bald parabolisch oder abgestutzt eiförmig (*Mitrocystis*); elliptisch (*Anomocystis*) oder fast rechteckig (*Atelocystis*); birnförmig (*Placocystis*) oder dreieckig (*Trigonocystis*, *Pleurocystis*). Vorn ist der Stirnrand bei den meisten Anomocystiden bogenförmig abgerundet; dagegen ist er breit abgestutzt bei *Atelocystis*, zugespitzt bei *Pleurocystis*. Hinten ist der aborale Rand der Theca meistens mehr oder weniger tief ausgeschnitten, besonders auf der Bauchseite.

Der Platten-Panzer der Theca ist bei allen Anomocystiden auf der dorsalen und ventralen Fläche verschieden, und zwar meistens sehr auffallend. Wir können in dieser Beziehung drei Unterfamilien unterscheiden, von denen jede durch zwei Gattungen repräsentirt ist: I. Subfamilie: Placocystida: Die dorsalen und ventralen Panzer sind nur wenig verschieden, beide in ähnlicher Weise aus gleichartigen Platten zusammengesetzt: bei *Trochocystis* (Taf. II, Fig. 1—4) aus zahlreichen und kleinen Täfelchen, ohne reguläre Anordnung; bei *Placocystis* aus wenigen grossen Tafeln, welche bilateral geordnet sind (Fig. 5—7). II. Subfamilie: Atelocystida: Die Platten sind auf der konvexen Rückenseite zahlreicher und kleiner als auf der ebenen oder konkaven Bauchseite; sie sind zwar allgemein bilateral geordnet, aber bei *Anomocystis* theilweise asymmetrisch (Fig. 8, 9); bei *Atelocystis* fast ganz symmetrisch (Fig. 10—12). III. Subfamilie: Pleurocystida: Die Platten sind gerade umgekehrt differenzirt, wie bei den vorigen; sie sind auf der konkaven Ventral-Seite zahlreicher und kleiner als auf der konvexen Dorsalseite; bei *Mitrocystis* (Fig. 13, 14) ist diese Differenz noch nicht so auffallend, wie bei *Pleurocystis* (Fig. 15, 16).

Die Struktur der Panzerplatten, welche meistens sehr dünn, aber fest zu sein scheinen, zeigt in den sieben Gattungen der Familie ebenfalls Verschiedenheiten. Sie sind sehr fein granulirt (oder porös?) bei *Trochocystis* und *Mitrocystis*. Bei *Placocystis* scheinen sie ganz glatt und homogen zu sein. *Anomocystis* und *Atelocystis* zeichnen sich durch sehr feine aber scharfe Querstreifung der Tafeln aus. *Pleurocystis* endlich zeigt auf den grossen Dorsal-Tafeln bald radiale Rippen und konzentrische (den Nähten parallel laufende) Streifen, bald „Poren-Rauten“ oder rhombische Nahtbänder, die sich ähnlich denjenigen der *Palaeocystiden* verhalten.

Die Thecal-Ostien scheinen in den Gattungen der Anomocystiden auffallende Verschiedenheiten bezüglich ihrer Zahl, Lage und Form darzubieten. Jedoch ist ihre Deutung meistens schwierig und sehr unsicher. Nur der Mund liegt überall vorn in der Mitte, am Oral-Pol der Längsaxe, und zwar an der Ventral-Seite. Er ist weit und rundlich bei *Trochocystis*, dagegen sehr eng und klein bei *Pleurocystis*; bei den

fünf übrigen Gattungen bildet er einen Querspalt, der namentlich bei *Atelocystis* sehr breit wird. Der grosse Mund von *Mitrocystis* scheint die Oeffnung eines ansehnlichen Schlundrohres zu bilden, dessen Wand in (10—20) Längsfalten gelegt ist, oder vielleicht aus Kalkplatten zusammengesetzt, ähnlich dem peripharyngalen Kalkring der Holothurien. Unmittelbar nach aussen von den beiden Mundwinkeln stehen rechts und links die paarigen Brachiolen.

Die After-Oeffnung scheint in ihrer Lage charakteristische Differenzen darzubieten, die vielleicht als Genus-Charaktere zu verwerthen sind; doch müssen sie noch näher untersucht werden. Bei *Trochocystis* und den meisten übrigen Anomocystiden scheint der After hinten am Bauche zu liegen, sonst links am hinteren Thecal-Rande, neben der Schwanz-Wurzel. Bei *Mitrocystis* und besonders bei *Pleurocystis* tritt hier (hinten links) ein besonderer „Aftersack" hervor, der an *Dendrocystis* erinnert. Dagegen scheint bei *Atelocystis* der After in der Median-Linie des Rückens, unmittelbar über der Schwanz-Wurzel zu liegen (?). (Vergl. oben pag. 16.)

Gonoporus und Hydroporus sind wahrscheinlich bei einigen Anomocystiden (wie bei den meisten Amphorideen?) vereinigt, übrigens oft nicht sicher nachweisbar. Bei *Trochocystis* liegt eine „dritte Oeffnung" rechts neben dem Munde, bei *Atelocystis* in der Median-Linie des Rückens (in einer besonderen Geschlechts-Platte?), vor dem After. *Pleurocystis* (Taf. II, Fig. 15, 16) zeichnet sich durch den Besitz von drei grossen Oeffnungen aus, welche von einem erhöhten ovalen oder rhombischen Rande umgeben sind; sie scheinen durch ein paar schmale, fein quergestreifte Klappen verschlossen werden zu können, und gleichen den Pectinirhomben der *Callocystiden*. (Vergl. pag. 23). Zwei von diesen drei Dorsal-Ostien liegen symmetrisch im Vordertheil der Theca (hinter den Brachiolen), die dritte unpaare dagegen hinten, schräg vor der Schwanzwurzel; erstere sind vielleicht Madreporiten, letztere der Gonoporus. (?)

Die beiden Brachiolen oder „Aermchen", welche zu beiden Seiten des Mundes am Stirnrande stehen, kommen wahrscheinlich allen Anomocystiden zu; da sie aber leicht abbrechen und verloren gehen, sind sie bei einigen noch nicht gefunden (bei den böhmischen Formen *Trochocystis* und *Mitrocystis*). Sie gleichen in Lage und Form den Antennen der Arthropoden. Am stärksten entwickelt sind sie bei *Pleurocystis* (Fig. 15, 16); sie sind hier länger als die Theca, gleichen einfachen Crinoideen-Armen und sind aus einer sehr grossen Zahl von kurzen Gliedern zusammengesetzt, welche in zwei alternirenden Reihen stehen (einer dorsalen und einer ventralen). Am inneren (der Längsaxe des Thieres zugekehrten) Rande verläuft eine Armrinne („Ambulacral-Rinne"), welche mit einer Doppelreihe von kleinen Saumplättchen eingefasst ist. Wahrscheinlich traten hier zahlreiche kleine Tentakeln vor. Bei den meisten Anomocystiden entspringen wahrscheinlich die beiden Arme dicht bei einander, oberhalb der kleinen Mundöffnung, wie bei *Pleurocystis*. Bei *Placocystis* und *Atelocystis* dagegen liegt der Mund als ein breiter Querspalt unterhalb des breiten, quer abgestutzten Stirnrandes, und die beiden lateralen Arme stehen weit auseinander, eingelenkt an den beiden Ecken des letzteren (Fig. 1, 2, pag. 40).

Der Stiel oder die „Säule“ der Anomocystiden — den wir in dieser Familie wohl geradezu als „Schwanz“ bezeichnen dürfen, ist meistens ungefähr so lang als der Körper und stets gegen das Ende hin stark verdünnt und zugespitzt. Bei *Pleurocystis* ist er fast cylindrisch und dicht geringelt (Fig. 15, 16); bei *Trochocystis* schlank kegelförmig und zweizeilig (Fig. 3, 4). Bei den meisten übrigen Gattungen ist der Schwanz im vorderen (proximalen) Theile breit und stark abgeplattet, im hinteren (terminalen) Theile sehr dünn und schwach (Fig. 1, 2, pag. 40). Er diente wahrscheinlich als Locomotions-Organ. *Trigonocystis* hat den Schwanz verloren.

System der Anomocystida.

Subfamilia	Merkmale	Gattung
I. Subfamilia: **Placocystida,** Hkl. Dorsal-Panzer und Ventral-Panzer wenig verschieden, in ähnlicher Weise aus gleichartigen Platten zusammengesetzt. (After hinten ventral?)	Mund vorn zwischen zwei lateralen Oeffnungen, eine kleinere links (Hydroporus?) und eine grössere rechts (Gonoporus?). Panzer mit vielen kleinen Platten.	1. **Trochocystis** (*bohemica*).
	Mund vorn ventral, daneben nur eine laterale Oeffnung rechts. Panzer mit vielen kleinen Platten. Schwanz fehlt ganz.	2. **Trigonocystis** (*trigona*).
	Mund vorn zwischen ein paar lateralen Brachiolen. After hinten. (Gonoporus dorsal?). Panzer mit wenigen grossen Platten.	3. **Placocystis** (*crustacea*).
II. Subfamilia: **Atelocystida,** Hkl. Dorsal-Panzer aus einer grösseren Zahl von kleineren Platten, Ventral-Panzer aus einer kleineren Zahl von grösseren Platten zusammengesetzt. (After hinten dorsal?)	Mund vorn, rundlich, zwischen ein paar dicht benachbarten Brachiolen. After hinten dorsal, hinter dem Gonoporus?	4. **Anomocystis** (*cornuta*).
	Mund vorn, ein breiter Querspalt zwischen ein paar lateralen, weit abstehenden Brachiolen. After hinten dorsal. Zwischen beiden ein dorsaler Gonoporus.	5. **Atelocystis** (*Gegenbauri*).
III. Subfamilia: **Pleurocystida,** Hkl. Dorsal-Panzer aus wenigen sehr grossen Platten, Ventral-Panzer aus sehr vielen kleinen Platten zusammengesetzt. (After hinten links?)	Mund vorn ventral (— ohne Brachiolen?). After hinten links. (Gonoporus rechts?)	6. **Mitrocystis** (*mitra*).
	Mund vorn ventral, zwischen ein paar starken lateralen Brachiolen. After hinten links? Dorsal drei Oeffnungen: ein paar vordere (Hydroporen?) und eine unpaare hintere (Gonoporus?)	7. **Pleurocystis** (*squamosa*).

5. Genus: **Trochocystis**, Barrande, 1859.

Trochocystites, Barrande, 12, pag. 185. Bullet. Societ. Géol. France, 1859, tome XVI, pag. 516.
Taf. II, Fig. 3, 4.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten wenig verschieden ist; sowohl das konvexe dorsale als das konkave ventrale Schild ist aus sehr zahlreichen kleinen Platten ohne bestimmte Ordnung zusammengesetzt. Marginal-Panzer aus wenigen sehr grossen Randtafeln gebildet. Stiel schlank, zugespitzt, aus zwei alternirenden Tafel-Reihen gebildet. Mund vorn in der Mitte (zwischen zwei Brachiolen?). Neben dem Munde zwei ansehnliche Oeffnungen, rechts eine grössere (Gonoporus?), links eine kleinere (Hydroporus?). (After hinten ventral?)

Species typica: **Trochocystis bohemica**, Barrande, 1859.

Trochocystites bohemicus, Barrande 12, pag. 188, Pl. 3, Pl. 4, II, Fig. 1—7.
Fundort: **Cambrium** von Böhmen, Frankreich und Spanien.

Das Genus *Trochocystis*, welches im europäischen Cambrium ziemlich verbreitet vorkommt, kann unter den bekannten Anomocystiden als die einfachste und älteste Form angesehen werden. Die Täfelung des Panzers ist auf der dorsalen und ventralen Seite nahezu gleich und besteht aus sehr zahlreichen kleinen Platten, welche meistens hexagonal, von ziemlich gleicher Grösse und nicht deutlich in Reihen geordnet sind. Auf den Durchmesser kommen sowohl in longitudinaler als in transversaler Richtung 12—16 Tafeln. Am Rande der kreisrunden oder herzförmigen Kapsel werden das konvexe Rückenschild und das konkave Bauchschild durch einen breiten lateralen Gürtel getrennt, welche aus 12 grossen Tafeln zu bestehen scheint. Der schwanzähnliche Anhang oder „Stiel", welcher vom Aboral-Pol der Kapsel abgeht, ist aus zwei alternirenden Tafel-Reihen zusammengesetzt und spitzt sich von der Wurzel bis zum Distal-Ende allmählich zu. An dem breiteren Oral-Pol liegen drei Oeffnungen neben einander, von denen die mittlere (grösste) jedenfalls der Mund ist; von den beiden anderen (seitlichen) ist die linke wahrscheinlich der Hydroporus, die rechte der Gonoporus. Der After dürfte hinten auf der Bauchseite liegen, am Anfange der Schwanzwurzel. Brachiolen sind nicht erhalten. In einigen Figuren von Barrande (Pl. 3, Fig. 14—18, 21—22) springt am Munde vorn eine grössere Mundplatte vor, und zu beiden Seiten derselben ein paar kleinere Plättchen, vielleicht die Basal-Platten von Mundfühlern?

6. Genus: **Trigonocystis**, E. Haeckel (nov. gen.).

Taf. II, Fig. 1, 2.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten wenig verschieden ist; sowohl das konvexe dorsale als das konkave ventrale Schild ist aus sehr zahlreichen kleinen Platten unregelmässig zusammengesetzt. Marginal-Panzer aus wenigen grossen

Randtafeln gebildet. Stiel oder Schwanz fehlt. Mund vorn in der Mitte, rechts daneben eine zweite kleinere Oeffnung (Gonoporus?). (After hinten ventral?)

Species typica: **Trigonocystis trigona**, E. HAECKEL.

Trochocystites bohemicus, variet., BARRANDE, 12, pag. 188, Pl. 3, Fig. 29—38.
Fundort: **Cambrium** von Böhmen.

Das Genus *Trigonocystis* gründe ich für einige Formen von Anomocystiden, welche von BARRANDE sehr genau abgebildet, aber nur als Varietäten seines *Trochocystites bohemicus* betrachtet wurden. Sie sind offenbar von letzterem generisch verschieden, sowohl durch den Mangel des Schwanzes als durch die Abwesenheit einer „dritten (linken) Oeffnung" am Peristom. Vorn neben dem centralen Munde ist nur rechts eine zweite Oeffnung sichtbar, auf der Bauchseite, wahrscheinlich Gonoporus und Hydroporus vereinigt. Der After scheint an dem spitzen Hinter-Ende zu liegen und durch eine dreiklappige kleine Pyramide geschlossen zu sein (Fig. 2 a). Dass der Schwanz hier nicht zufällig abgefallen ist, sondern wirklich fehlt, ergiebt sich aus der symmetrischen Form und Anordnung der Platten am spitzen Hinter-Ende. Im Uebrigen ist die Täfelung am Rücken- und Bauch-Schild wenig verschieden, ähnlich wie bei *Trochocystis*. Am Rande scheint auch hier der Gürtel der grossen Marginal-Tafeln weit vom Rücken-Schild vorzuspringen und mit dem Bauch-Schilde durch eine weiche Randhaut verbunden zu sein. Die von BARRANDE abgebildeten Formen scheinen zwei verschiedenen Species anzugehören: I. *Trigonocystis trigona* (12, Pl. 3, Fig. 29—38) und II. *Trigonocystis ovalis* (ibid. Fig. 23—28).

7. Genus: **Placocystis**, KONINCK, 1869.

Placocystites, KONINCK, 1869; Bulletin Académ. Bruxelles, Ser. II, Tom. 28, pag. 57.
Placocystites (= *Anomalocystites*), WOODWARD, 26, pag. 8, Pl. VI, Fig. 6—8.
Taf. II, Fig. 5—7.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten wenig verschieden ist; sowohl das konvexe dorsale als das konkave ventrale Schild ist aus einer geringen Zahl von sehr grossen, bilateral-symmetrisch geordneten Platten zusammengesetzt. Stiel dreieckig, von der breiten Wurzel gegen das dünne Distal-Ende stark verjüngt. Mund vorn ventral, After hinten ventral (?), Gonoporus zwischen Beiden dorsal (?).

Species typica: **Placocystis crustacea**, E. HAECKEL.

Anomalocystites balanoides, MEEK, 1873; Geol. Surv. Ohio, Pl. II, Vol. I, pag 41, Pl. 3—6.
Anoplura balanoides WETHERBY, 1879; Journ. Cincinnati Soc. Nat. Hist. Vol. II, No. 4, pag. 162, Pl. VII, Fig. 1a—1g.
Ateleocystites balanoides, WOODWARD, 1880, 32, pag. 8, Pl. VI, Fig. 6—15.
Fundort: **Unter Silur** von Nord-Amerika (Cincinnati).

Das Genus Placocystis wurde ursprünglich von KONINCK (1869) für diejenige britische Anomocystide gegründet, die wir hier, nach dem Vorgange von

WOODWARD, als *Atelocystis Forbesiana* aufführen. Wir behalten aber jenen Gattungs-Namen bei für eine andere Form, welche WOODWARD als *Atelocystis balanoides* aufführt (32, pag. 8, Pl. VI, Fig. 6—8). Die ähnliche Form, welche daselbst (Fig. 9—15) abgebildet ist und welche von WETHERBY als Crustacee beschrieben wurde (*Enoplura balanoides*), scheint eine andere Species desselben Genus zu sein. Vor den übrigen Anomocystiden zeichnet sich diese Gattung dadurch aus, dass der Körper auf beiden Seiten (oben und unten) mit einer geringen Zahl von sehr grossen, bilateral geordneten Panzer-Platten belegt ist. In der hinteren Hälfte der eiförmigen Theca liegen auf der konvexen Rückseite 3 grosse Platten: eine mediane siebeneckige (mit einer kleinen Oeffnung) und ein paar laterale fünfeckige; auf der konkaven Bauchseite 4 grosse dreieckige Platten: ein paar mediale (hinten tief ausgeschnitten) und ein paar laterale. In der vorderen (unvollständig erhaltenen) Hälfte der Kapsel liegen ebenfalls nur wenige grosse Tafeln. Der dreieckige, einem Crustaceen-Schwanz ähnliche Stiel besteht in der breiten Proximal-Hälfte aus sehr kurzen und breiten, in der schmäleren Distalhälfte aus längeren und schmalen Platten. Die Grundform von *Placocystis* erscheint fast vollkommen bilateral· eine leichte Störung der Symmetrie bedingt nur eine centrale Bauchplatte. Der After scheint eine mediane Lage zu haben, in der hinteren Hälfte. Bei dem böhmischen *Anomocystis ensifer*, der wohl auch zu *Placocystis* gehört, stehen vorn ein paar gegliederte Brachiolen zu beiden Seiten des engen Mundes, (Unter-Silur, d 3, von Trubin, *Anomalocystites ensifer*, BARRANDE, 12, pag. 93, Pl. 5, IV, Fig. 1—4).

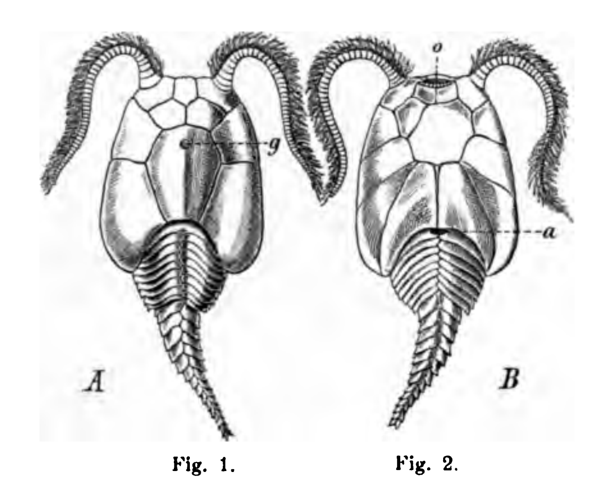


Fig. 1. Fig. 2.

Placocystis crustacea (Restaurirt):

Fig. 1 Dorsal-Ansicht.

Fig. 2 Ventral-Ansicht. o Mund, a After, g Gonoporus?

8. Genus: **Anomocystis**, HALL, 1859.

Anomalocystites, HALL, 19, Palaeontology of New-York, Vol. III, pag. 132.

Taf. II, Fig. 8, 9.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten sehr verschieden ist; die polygonalen Platten bilateral geordnet, aber wenig differenzirt; auf der konvexen Dorsalseite zahlreicher aber kleiner als auf der konkaven Ventral-Seite. Stiel zweizeilig, am Thecal-Ende verdickt. Beide Brachiolen nahe bei einander sitzend am abgerundeten Stirnrande, über dem kleinen Munde. After median, hinter der Anal-Platte auf der Dorsal-Seite (?).

Species typica: **Anomocystis cornuta,** HALL.

Anomalocystites cornutus, **HALL, 19, Vol. III, pag. 133, Pl. VII A, Fig. 5—7.**
Fundort: Unter-Silur von Nord-America (Unter-Helderberg).

Das Genus *Anomocystis* und das nachfolgende *Atelocystis* (— beide öfter verwechselt —) zeichnen sich vor den übrigen Anomocystiden dadurch aus, dass die Panzer-Platten auf der konvexen Rückenseite zahlreicher und kleiner sind als auf der konkaven oder ebenen Bauchseite. Man kann sie daher in einer besonderen Subfamilie vereinigen: Atelocystida. Bei der älteren *Anomocystis* ist der Unterschied beider Thecal-Flächen noch gering, bei der jüngeren *Atelocystis* schärfer ausgeprägt. Beide Genera wurden fast gleichzeitig für zwei verschiedene silurische Formen aus Nord-Amerika aufgestellt: *Atelocystites Huxleyi* 1858 von BILLINGS (15, pag. 72) und *Anomocystites cornutus* 1859 von HALL (19, Vol. III, pag. 132). Spätere Autoren haben beide Gattungen für identisch erklärt und die Beschreibung mehrerer neuer Arten hinzugefügt (Vergl. WOODWARD, 26). Ich finde indessen bei genauer Vergleichung der Beschreibung und der Abbildungen, welche beide amerikanische Autoren (und später besonders KONINCK) gegeben haben, genügende Gründe, beide Genera aus einander zu halten. Die Theca von *Anomocystis* (sowohl *Anomocystis cornuta* als *Anomocystis disparilis*) ist im Umriss fast eiförmig und vorn mit abgerundetem Frontal-Rand, an welchem ein paar Brachiolen dicht neben einander über dem kleinen Munde sitzen („joining the angles at the summit of the convex side", HALL 19, pag. 133). Dagegen ist die Kapsel von *Atelocystis* (sowohl *Atelocystis Forbesii* und *Atelocystis Huxleyi*, als *Atelocystis Gegenbauri*) im Umriss fast rechteckig, mit breitem quer abgestutzten Frontal-Rand, an dessen beiden Ecken die beiden Aermchen weit aus einander sitzen, über der breiten, einen Querspalt bildenden Mundöffnung. Ein weiterer Unterschied beider Genera besteht in der Täfelung ihres Platten-Panzers. Die polygonalen Tafeln sind sowohl auf der dorsalen als auf der ventralen Fläche bei *Anomocystis* an Grösse und Form weniger verschieden als bei *Atelocystis*; auch liegen die beiden dorsalen Oeffnungen (Gonoporus und After) bei der letzteren weiter vorn als bei der ersteren. Soweit aus der Abbildung der *Anomocystis cornuta* von HALL zu ersehen ist, liegt hier der After ganz hinten, über der Schwanzwurzel, am hintern Rande der Caudal-Platte (Taf. II, Fig. 8a), der Gonoporus hingegen am vorderen Rande der letzteren.

9. Genus: **Atelocystis,** BILLINGS, 1858.

Ateleocystites, **BILLINGS, 15, pag. 72, Pl. I, II.**
Taf. II, Fig. 10—12.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten sehr verschieden ist; die polygonalen Platten bilateral geordnet und stark differenzirt; auf der konvexen Dorsalseite zahlreicher aber kleiner als auf der konkaven Ventral-Seite. Stiel zweizeilig,

an der Basis breit und flach, Mund ein breiter Querspalt zwischen den beiden Brachiolen, welche auf den lateralen Ecken des breiten Stirnrandes weit von einander sitzen. After median, in der Anal-Platte.

Species typica: **Atelocystis Gegenbauri**, E. HAECKEL, nov. spec. Taf. II, Fig. 12.

Fundort: **Ober-Silur** von England (Wenlock-Kalk von Dudley).

Das Genus *Atelocystis* ist dem vorhergehenden *Anomocystis* nahe verwandt, unterscheidet sich aber von ihm durch die bereits angeführten Merkmale. Dieselben sind deutlich an den sorgfältigen Abbildungen zu erkennen, welche WOODWARD von der obersilurischen *Atelocystis Forbesiana* (von Dudley) gegeben hat (32, pag. 5, Pl. VI, Fig. 16—21). Ich finde fast dieselbe Täfelung, nur mit geringen spezifischen Differenzen, bei der neuen Art, welche ich auf Taf. II, Fig. 12 abgebildet habe und welche ich meinem Freunde GEGENBAUR zu Ehren benenne; sie stammt ebenfalls aus dem obersilurischen Wenlock-Kalk von England.

Als generische Eigenthümlichkeit von *Atelocystis*, gegenüber der älteren *Anomocystis*, betrachte ich sowohl die stärkere Differenzirung des Platten-Panzers, als die eigenthümliche Stirnbildung. Der Frontal-Rand der viereckigen Theca ist sehr breit und fast gerade abgestutzt; die beiden schwachen Brachiolen stehen an den beiden Ecken desselben, weit von einander entfernt (Fig. 12). Bei *Anomocystis* dagegen stehen sie nahe bei einander auf der Mitte des abgerundeten Stirnrandes. Der konkave Schwanz-Ausschnitt nimmt bei der letzteren fast den ganzen Hinterrand der Theca ein, bei der ersteren kaum ein Drittel desselben.

Die Täfelung der Theca ist bei *Atelocystis* sowohl oben als unten viel mehr differenzirt. Auf dem konvexen Dorsalschild sind ungefähr 20 grosse Tafeln streng symmetrisch geordnet, in fünf Längsreihen und vier Querreihen. Die äussere marginale Längsreihe besteht jederseits aus drei langen Randplatten, die folgende laterale aus vier, die unpaare Median-Reihe aus sechs. In dieser Mittelreihe liegen vorn eine frontale und eine occipitale hinter einander: dann drei charakteristische Platten: ein paar symmetrische Sacral-Tafeln, welche die runde Genital-Platte (mit dem Gonoporus, g) einschliessen, und hinter dieser die hexagonale Anal-Tafel (mit dem After, a). In dem planen oder konkaven Ventral-Schilde tritt eine unpaare centrale Sternal-Tafel durch besondere Grösse und asymmetrische Form hervor, ebenso wie bei Anomocystis, Fig. 9 und Mitrocystis, Fig. 14. Hinten stossen an dieselbe ein paar grosse symmetrische Abdominal-Platten (die mit ihrem Hinterrande den Schwanz-Ausschnitt bilden und bei Anomocystis viel kleiner sind). Seitlich werden diese drei grossen Ventral-Tafeln von den drei langen Marginal-Schildern eingefasst. Vorn liegen vor der asymmetrisch geformten Sternal-Tafel vier kleine Täfelchen, drei am Stirnrande zwischen den Brachiolen; die vierte schiebt sich rechts unsymmetrisch zwischen das rechte Aermchen und den schief abgestutzten rechten Vorderrand der Sternal-Platte ein.

Die Brachiolen sind bei meiner *Atelocystis Gegenbauri* bedeutend grösser als bei *Atelocystis Forbesiana*, fast so lang als die Theca und aus 10—12 Gliedern zusammengesetzt. Der Stiel oder Schwanz besitzt ungefähr dieselbe Länge, ist an der Wurzel abgeplattet und mit breiter Basis in den Caudal-Ausschnitt am hinteren Thecal-Rande eingefügt; er läuft am dünnen Distal-Ende zugespitzt aus.

10. Genus: **Mitrocystis**, BARRANDE, 1887.

Mitrocystites, **BARRANDE, 12, pag. 164, Pl. 4.**
Taf. II, Fig. 13, 14.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten sehr verschieden ist. Die irregulären polygonalen Tafeln im Dorsal-Panzer (dessen Mitte eine sehr grosse Central-Platte einnimmt) viel grösser und weniger zahlreich als im Ventral-Panzer, Marginal-Panzer mit wenigen sehr grossen Randtafeln. Stiel schwanzförmig, abgeplattet, aus breiter Basis rasch verjüngt, zweizeilig. Mund ein breiter ventraler Querspalt mit Längsrinnen. Hinten ein paar ventrale Oeffnungen zu beiden Seiten des Stiel-Ansatzes (links After?, rechts Gonoporus?).

Species typica: **Mitrocystis mitra**, BARRANDE, 1887.

Mitrocystites mitra, **BARR., 12, pag. 167, Pl. 4, I, Fig. 1—50. Pl. 5, I, Fig. 1—30.**
Fundort: Ober-Cambrium und Unter-Silur von Böhmen.

Das Genus *Mitrocystis* und das nachfolgende *Pleurocystis* zeichnen sich vor den vorhergehenden Anomocystiden dadurch aus, dass die Panzer-Platten auf der konkaven Bauchseite viel kleiner und zahlreicher sind, als auf der konvexen Rückenseite. Die Theca ist bei der böhmischen *Mitrocystites mitra* im Umriss parabolisch oder halbeiförmig, vorn abgerundet, hinten quer abgestutzt. Das Rückenschild zeigt eine sehr grosse, asymmetrisch geformte Central-Tafel, deren längste Axe von vorn und links nach hinten und rechts gerichtet ist. Sie wird rings umgeben von ungefähr 12 grossen Marginal-Tafeln, von denen die hinteren 2—3 mal so gross sind als die vorderen; Form und Lage der Randplatten ist rechts und links etwas verschieden. Das Bauchschild (wahrscheinlich dehnbar, wie bei *Trochocystis* und *Pleurocystis*) ist aus zahlreichen, kleinen, polygonalen Tafeln ohne bestimmte Ordnung zusammengesetzt. Ein paar hintere, präcaudale Tafeln zeichnen sich durch besondere Grösse aus, und die linke von diesen, welche den After umschliesst, springt am linken Rande der Theca etwas vor. Der Mund von *Mitrocystis*, vorn auf der Bauchseite gelegen, bildet eine weite Oeffnung am Ende eines kurzen Schlundrohrs, dessen reusenförmige Wand durch einen Kranz von 20 – 30 longitudinalen Kalkplatten gestützt wird. BARRANDE beschreibt keine zweite Oeffnung der Kapsel, bildet aber eine solche sehr deutlich am hinteren Rande der linken Präcaudal-Platte ab, gleich links neben der Schwanz-Wurzel. Der Schwanz oder Stiel, sehr ähnlich einem

Crustaceen-Schwanz, besteht in der vorderen Hälfte aus 2 Reihen von kurzen und breiten, alternirenden Platten, in der hinteren Hälfte aus sehr kleinen Plättchen, (ähnlich wie bei *Placocystis*, Fig. 1, 2, pag. 40).

11. Genus: **Pleurocystis**, BILLINGS, 1854.

Pleurocystites, BILLINGS, 1854; Canadian Journal, Vol. II, pag. 250.
Taf. II, Fig. 15, 16.

Anomocystida, deren Platten-Panzer auf beiden Seiten sehr verschieden ist. Dorsal-Panzer aus wenigen sehr grossen hexagonalen Tafeln zusammengesetzt, welche bilateral-symmetrisch geordnet sind und Porenrauten tragen. Ventral-Panzer dehnbar, aus einem Pflaster von sehr zahlreichen und kleinen Tafeln gebildet. Stiel kräftig (meist länger als die Theca) sehr biegsam, hinten zugespitzt, annulat. Mund vorn ventral, zwischen ein Paar starken Brachiolen. After asymmetrisch auf einem lateralen Hügel, links neben dem Ansatz des Stiels. Auf der Dorsal-Seite drei grosse Oeffnungen („Kammrauten"), vorn ein paar laterale (Hydroporen?) hinten eine unpaare (Gonoporus ?).

Species typica: **Pleurocystis filitexta**, BILLINGS, 1858.

Pleurocystites filitextus, BILLINGS, 15, pag. 50, Pl. II, Fig. 1 a, 1 b.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika (Canada).

Das Genus *Pleurocystis*, von BILLINGS 1854 begründet, gehört zu den merkwürdigsten Amphorideen und stellt unter den Anomocystiden die höchste und am meisten differenzirte Form dar. Sechs verschiedene, vortrefflich konservirte Arten derselben wurden von BILLINGS im Unter-Silur von Canada gefunden und sehr sorgfältig abgebildet (15, pag. 46—53, Pl. 1, 2). Die Theca ist von birnförmigem oder fast dreieckigem Umriss, vorn zugespitzt, hinten verbreitert. Ihr Platten-Panzer ist nur auf der konvexen Rückenseite entwickelt und besteht hier aus wenigen (5—7) sehr grossen hexagonalen Tafeln, zu denen vorn und hinten noch einige kleinere kommen. Auf beiden Seiten greifen die Ränder des Rücken-Panzers nach unten über. Dagegen ist der grösste Theil der ebenen Bauchfläche von einer dehnbaren Lederhaut bedeckt, die mit sehr zahlreichen kleinen Plättchen gepflastert ist (40—50 bei *Pleurocystis filitexta*, 200 und mehr bei *Pleurocystis squamosa*). Thecal-Ostien sind bei *Pleurocystis* fünf vorhanden, vorn der Mund, hinten links der After, und drei grosse Rhomben-Spalten auf der Rückenseite. Der Mund ist ein kleiner Spalt vorn auf der Bauchseite, zwischen beiden Brachiolen. Der After liegt auf dem Gipfel eines Hügels, welcher hinten links neben der Schwanz-Wurzel vorspringt (ähnlich wie bei Dendrocystis). Von den drei Rauten-Spalten des Rückens liegt eine unpaare (Gonoporus?) hinten, gleich vor dem Ansatze des Stiels, asymmetrisch und schräg auf der rechten Seite. Die beiden anderen Rhomben-Ostien

(Madreporiten?) liegen paarig im vorderen Theile des Rückens, rechts und links über dem Seitenrande; das linke ist stets etwas grösser als das rechte. Alle drei Rauten-Spalten sind von einem erhöhten und vorspringenden Rande eingefasst, der eine elliptische, lanzettliche oder rhombische Gestalt hat. Ihre schmale und lange Oeffnung bildet einen Spalt auf der Naht zwischen zwei grossen Panzer-Platten; ein paar quergestreifte Klappen, welche von letzteren abgegliedert sind, schliessen den Spalt. Die Lage und Form der Kapsel-Oeffnungen bedingt eine leichte Asymmetrie der bilateralen Rücken-Schale, während ihre grossen Tafeln symmetrisch geordnet sind. Der Stiel von *Pleurocystis* ist ausgesprochen annulat, etwas länger als die Kapsel und verjüngt sich von der dicken cylindrischen Basis allmählich gegen die feine distale Spitze. Wahrscheinlich war dieser schwanzähnliche Anhang beim erwachsenen Thiere frei und fungirte als Lokomotions-Organ. Die beiden lateralen Brachiolen sind grossen Antennen von Crustaceen ähnlich, und stärker als bei allen anderen Anomocystiden. Sie entspringen dicht bei einander über dem Munde, sind cylindrisch, länger als die Kapsel, und aus zwei Reihen von alternirenden Armgliedern zusammengesetzt (einer dorsalen und einer ventralen Reihe). Dazu kommen noch zwei Reihen von Saumplättchen, welche die orale (der Hauptaxe zugekehrte) Armrinne einfassen. Die Arme waren offenbar sehr beweglich und trugen zahlreiche Tentakeln.

Dritte Familie der Amphorideen:

Aristocystida, E. HAECKEL, 1895.

Aristocystida, E. HAECKEL (— non NEUMAYR, 8! —), 50, pag. 5.
Aristocystida et *Echinosphaeritida*, ZITTEL, 1895 (7, pag. 153, partim!)
Taf. II, Fig. 17—28.

Familien-Charakter: Amphorideen mit monaxoner, meistens birnförmiger oder eiförmiger Theca, deren Querschnitt kreisrund ist. Platten-Panzer vollständig, aus zahlreichen kleinen polygonalen Tafeln ohne bestimmte Ordnung zusammengesetzt, auf der dorsalen und ventralen Seite nicht verschieden. Mund einfach, am oberen Pole der vertikalen Hauptaxe, ohne radiales Peristom, von Tentakeln umgeben, aber ohne gegliederte Brachiolen.

Die Familie der Aristocystida umfasst diejenigen (cambrischen und silurischen) Amphorideen, welche neben den *Anomocystida* die ältesten von allen gepanzerten Echinodermen sind, und welche unter allen fossilen Formen der panzerlosen Stammgruppe der *Eocystida* am nächsten stehen. Ich schreibe beiden Familien im Wesentlichen dieselbe hypothetische Organisation zu und nehme an, dass die *Aristocystiden* in der ältesten cambrischen oder in der vorhergehenden präcambrischen

Periode aus den *Eocystiden* durch Erwerbung eines dermalen Platten-Panzers hervorgegangen sind. Sie können als die wahren „Aristokraten des Echinodermen-Stammes“ betrachtet werden, als die konservativen, höchst werthvollen „alten Ritter“, deren fossile Thecal-Panzer uns allein direkte palaeontologische Kunde von dem einfachen und ursprünglichen Körperbau der ältesten *Pelmatozoen*, der festsitzenden und gepanzerten Echinodermen geben.

In dem Umfange, in welchem ich die Familie der *Aristocystida* 1895 (50, pag. 5) definirt habe, umfasst sie elf verschiedene Genera; diese waren in dem bisherigen, vorzugsweise die Platten-Struktur berücksichtigenden, System der Cystoideen von NEUMAYR auf drei verschiedene Familien vertheilt worden: I. *Aristocystida* (8, pag. 412), II. *Sphaeronitida* (8, pag. 412), III. *Echinosphaerida* (8, pag. 413). Diese Anordnung ist auch neuerdings von BERNARD (30, pag. 203) und ZITTEL (7, pag. 152) mit einigen Verbesserungen angenommen worden. Ich kann derselben nicht folgen, da ich sowohl in der Deutung der fossil erhaltenen Körpertheile als in den Prinzipien der Klassifikation abweiche. Nach meiner Ansicht können in der Familie der Aristocystida zwei Gruppen nächstverwandter Gruppen vereinigt werden, von denen die eine „Poren-Rauten“ besitzt, die andere nicht: *Pirocystida* und *Orocystida*. Zur Subfamilie der Pirocystida (ohne ausgeprägte Poren-Rauten) stelle ich vier nächstverwandte böhmische Genera (*Aristocystis*, *Deutocystis*, *Pirocystis* und *Craterina*; diesen schliesst sich wahrscheinlich nahe an die böhmische *Dendrocystis* und die baltische *Achradocystis*). Die Subfamilie der Orocystida (mit deutlichen Poren-Rauten) bilde ich aus der böhmischen *Orocystis*, den baltischen Genera *Heliocystis* und *Caryocystis* und der nordamerikanischen *Holocystis*.

Die gemeinsamen Charaktere aller dieser *Aristocystida* sind nun folgende: 1. Die gepanzerte Theca ist monaxon; 2. ihre bilateral-symmetrische Grundform wird durch die Lage der beiden Darmöffnungen bestimmt (den centralen Mund am Oral-Pol, den excentrischen After auf der Ventral-Seite); 3. Brachiolen fehlen ganz; auch deutet die Form des Mundes nicht darauf hin, dass dergleichen vorhanden waren; 4. Ambulacra und Subvektoren fehlen völlig (sowohl superficiale als subtegminale); 5. daher ist auch am fossilen Körper keine Spur von fünfstrahligem Bau zu entdecken (— an lebenden Thieren war derselbe vermuthlich durch den Tentakel-Kranz angedeutet).

Die Theca der Aristocystiden ist, an sich betrachtet, monaxon, weder bilateral, noch radial — wenn man von den Oeffnungen derselben absieht. Sie ist bei den meisten Gattungen eiförmig oder birnförmig, unten dünner und durch einen kurzen Stiel befestigt, oben dicker und am Peristom abgeplattet. Seltener ist die Kapsel nahezu kugelig (bei *Achradocystis* und *Heliocystis*); — oder langgestreckt, spindelförmig oder cylindrisch (bei *Caryocystis*, *Holocystis*). *Craterina* zeichnet sich dadurch aus, dass der „kraterförmige Kelch“ einen flachen Kegel bildet, dessen weite kreisrunde Oeffnung oben vermuthlich mit einer weichhäutigen (oder nur mit kleinen Plättchen locker belegten) „Kelchdecke“ geschlossen war. Am Aboral-Pole scheint die Kapsel unten oft unmittelbar aufgesessen zu haben. *Craterina* und einige Formen

von *Aristocystis* zeigen hier eine nabelförmige Insertionshöhle mit verdicktem Rande, ähnlich derjenigen mancher Ascidien und Korallen. Diese „Zapfenhöhle" war vermuthlich von dem fremden Körper ausgefüllt, auf dem das Thier festsass. Die meisten Aristocystiden waren wohl unten mittelst eines sehr kurzen und dicken Stiels befestigt. Im Alter scheinen die Thiere oft frei gewesen zu sein und sich vom Stiel abgelöst zu haben (*Aristocystis*, *Deutocystis* u. A.). Selten ist der Stiel länger als die Kapsel (*Dendrocystis*, *Achradocystis*).

Der Platten-Panzer der Theca zeigt bei den Aristocystiden eine ziemlich mannigfaltige Bildung; man kann zwei Haupttypen derselben und danach zwei Subfamilien unterscheiden: *Pirocystida* und *Orocystida*. Die ersteren zeigen eine ältere und primitivere, irreguläre, die letzteren eine jüngere und vollkommnere, mehr reguläre Beschaffenheit; jedoch sind beide Typen nicht scharf zu trennen, sondern durch Uebergangsformen verbunden. Bei den Pirocystida bildet der Panzer ein irreguläres Pflaster und ist ohne Ordnung aus sehr zahlreichen und kleinen Tafeln zusammengesetzt, meistens von unregelmässig polygonaler Form und oft von ungleicher Grösse; die Täfelchen sind bald solid, bald von einfachen Poren, bald von Doppelporen durchsetzt; sie zeigen aber keine deutlichen Poren-Rauten. Bei den Orocystida hingegen sind die Tafeln bedeutend grösser und weniger zahlreich, meistens subregulär hexagonal und oft ziemlich regelmässig in Reihen oder Kränze geordnet; auf ihrer Oberfläche treten gewöhnlich Sternrippen und dazwischen Poren-Rauten deutlich hervor, jedoch sind letztere in sehr verschiedenem Grade ausgebildet (schwach z. B. bei *Holocystis*, sehr stark bei *Orocystis*). Nach meiner Auffassung besitzt die Bildung der „Poren-Rauten" oder Nahtbänder keine Bedeutung für das Ambulacral-System und keinen hohen systematischen Werth (Vergl. oben S. 23). Bei vielen Aristocystiden ist die dicke poröse Plattenschicht des Panzers nach aussen durch eine solide homogene Deckschicht völlig abgeschlossen; bei einigen findet sich auch an ihrer inneren Fläche eine ähnliche innere Deckschicht.

Thecal-Ostien sind bei den meisten Amphorideen drei vorhanden; der centrale Mund (am oberen Pole der vertikalen Hauptaxe), der excentrische After auf der Bauchseite, und der kleine Gonoporus zwischen beiden. In zwei Genera (*Dendrocystis* und *Holocystis*) soll diese letztere „dritte Oeffnung" fehlen; indessen ist sie vielleicht nur übersehen — oder sie ist mit dem After verschmolzen. Von besonderem Interesse ist die grosse *Aristocystis*, weil hier stets sehr deutlich vier Oeffnungen zu unterscheiden sind; von den beiden kleineren, zwischen Mund und After gelegenen, ist die vordere (adorale) nach meiner Ansicht der Hydroporus, die hintere (adanale) der Gonoporus; ich stütze diese Deutung auf das ähnliche Verhalten mancher Holothurien (Vergl. pag. 18).

Der Mund, der stets die Mitte des Peristom-Feldes einnimmt, zeigt in dieser Familie interessante Verschiedenheiten. Er ist bei *Aristocystis* ein breiter Querspalt, mit einer dorsalen Oberlippe und ventralen Unterlippe. Als einfache kreisrunde Oeffnung stellt sich der Mund bei *Pirocystis*, *Caryocystis* und *Achradocystis* (?) dar; dagegen ist er bei *Deutocystis*, *Orocystis* und *Heliocystis* in ein kurzes cylindrisches Mundrohr

ausgezogen, dessen obere Oeffnung glatt abgestutzt erscheint. *Dendrocystis* zeichnet sich durch auffallende Verlängerung dieses Mundrohrs aus, welches zu einem schlanken kegelförmigen oder pyramidalen Rüssel ausgezogen ist; am oberen Ende desselben liegt die kleine Mundöffnung.

Ein subtegminales Anthodium, bestehend aus einem pentagonalen Mundring und fünf fächerförmigen „Ambulacral-Rinnen" (mit je fünf oder sechs Aesten) ist von BARRANDE bei drei Gattungen von *Aristocystiden* unter der Bezeichnung „Hydrophores palmées" beschrieben worden. NEUMAYR hat darauf hin diese drei Genera (*Aristocystis*, *Pirocystis* und *Craterina*) in einer besonderen Gruppe: Aristocystina vereinigt (8, pag. 412). Vergl. auch ZITTEL (7, pag. 153) und BERNARD (30, pag. 202). Ein sorgfältiges kritisches Studium der Darstellung von BARRANDE hat mich überzeugt, dass die isolirten Fragmente, welche jene Hydrophora palmata tragen, nicht zu *Aristocystiden* gehören, sondern zu *Glyptocystiden*. (Vergl. unten pag. 92.)

Der After liegt bei allen Aristocystiden auf der Bauchseite der Theca, excentrisch, bei *Pirocystis*, *Holocystis* und *Achradocystis* (?) ganz nahe am Munde, bei den meisten übrigen in einiger Entfernung, im oberen Drittel der Theca. *Orocystis* zeichnet sich dadurch aus, dass sich der After am Ende eines konischen Hügels erhebt, ebenso wie der daneben gelegene Mund; beide Oeffnungen sind hier durch eine tiefe Bucht getrennt, sehr ähnlich wie Ingestions- und Egestions-Oeffnung vieler Ascidien. Bei *Caryocystis* liegt der After in der unteren Hälfte des Körpers, bei *Dendrocystis* ganz unten in einer besonderen ventralen Aussackung, neben dem Ansatz des Stiels. Wahrscheinlich ist der After allgemein mit einer Klappen-Pyramide bedeckt; die Zahl ihrer dreieckigen Tafeln beträgt meistens 5—6, selten 4, 7 oder 8. Oft sind dieselben nicht erhalten.

Der Gonoporus liegt als „dritte Kelchöffnung" bei den meisten Aristocystiden in der Nähe des Mundes, links von der ventralen Mittellinie; bei *Aristocystis* dagegen rechts von derselben, dicht oberhalb der Afteröffnung. Bei *Holocystis* und *Dendrocystis* soll sie fehlen; vielleicht ist sie hier mit dem After vereinigt. Sehr interessant ist die dreitheilige Form des herzförmigen Gonoporus von *Deutocystis*; ich vermuthe, dass das vordere unpaare Loch der Hydroporus ist, die beiden paarigen hinteren Löcher die Gonoporen (ähnlich wie bei der Tiefsee-Holothurie *Elpidia*). Bei *Aristocystis* ist der Hydroporus wahrscheinlich ein kleines Loch unmittelbar unter dem rechten Mundwinkel. Bei den übrigen Gattungen der Aristocystida scheint der Hydroporus mit dem Gonoporus verschmolzen zu sein, wie es auch bei manchen Holothurien (besonders *Elasipoden*) der Fall ist. Indessen ist zu bedenken, dass diese Oeffnungen auch bei manchen lebenden Echinodermen wegen ihrer geringen Grösse oder versteckten Lage schwer aufzufinden sind.

System der Aristocystida.

Subfamilia	Theca	Thecal-Ostien	Genus
I. Subfamilia: **Pirocystida.** Platten-Panzer irregulär, aus einer sehr grossen Zahl von kleinen, polygonalen Tafeln zusammengesetzt. Porenrauten fehlen an den Nähten der Tafeln wahrscheinlich allgemein.	Theca eiförmig oder birnförmig, ohne Stiel oder mit ganz kurzem ungegliedertem Stiel. (Bisweilen ist die Theca unten zugespitzt oder abgerundet, nicht festsitzend, sondern frei.)	Thecal-Ostien 4, zwischen Mund und After vorn ein Hydroporus, hinten ein Gonoporus. Theca birnförmig, ungestielt.	1. **Aristocystis** (*bohemica*).
		Thecal-Ostien 3, zwischen Mund und After ein dreitheiliger Gonoporus. Theca eiförmig, ungestielt, mit polygonalen Platten.	2. **Deutocystis** (*modesta*).
		Thecal-Ostien 3, zwischen Mund und After ein einfacher Gonoporus. Theca eiförmig, ungestielt, mit runden Platten inkomplet bedeckt.	3. **Amphoracystis** (*irregularis*).
		Thecal-Ostien 3, zwischen Mund und After ein einfacher Gonoporus. Theca birnförmig, kurzgestielt, mit polygonalen Platten.	4. **Pirocystis** (*pirum*).
		Thecal-Ostien 2? Theca trichterförmig, mit basaler Zapfenhöhle und mit weicher ventraler Kelchdecke.	5. **Craterina** (*excavata*).
	Theca birnförmig oder fast kugelig, mit einem langen, gegliederten Stiel.	Thecal-Ostien 2? Mund mit einem grossen Rüssel. Theca umgekehrt birnförmig.	6. **Dendrocystis** (*Sedgwickii*)
		Thecal-Ostien 3? Mund einfach? Theca kugelig.	7. **Achradocystis** (*Grewingkii*).
II. Subfamilia: **Orocystida.** Platten-Panzer subregulär, aus einer mässigen Zahl von grossen, meist hexagonalen Tafeln zusammengesetzt. Porenrauten an den Nähten der Tafeln gewöhnlich vorhanden.	Theca eiförmig oder fast kugelig, ohne Stiel oder mit ganz kurzem Stiel.	Thecal-Ostien 3, Mund neben dem After, beide durch eine tiefe Bucht getrennt.	8. **Orocystis** (*Helmhackeri*).
		Thecal-Ostien 3, Mund höher als der After, beide ohne Zwischenbucht.	9. **Heliocystis** (*radiata*).
	Theca lang gestreckt, cylindrisch oder spindelförmig, mit kürzerem oder längerem Stiel.	Thecal-Ostien 3, Mund weit entfernt von dem hinten (oder mitten) gelegenen After.	10. **Caryocystis** (*testudinaria*).
		Thecal-Ostien 2? Mund und After dicht neben einander am Oral-Pol.	11. **Holocystis** (*cylindrica*).

12. Genus: **Aristocystis**, BARRANDE, 1887.

Aristocystites, BARRANDE, 12, pag. 95—114, Pl. 9—14.
Taf. II, Fig. 17, 18.

Aristocystida mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen polygonalen Tafeln ohne Poren-Rauten. Theca eiförmig, unten am Aboral-Pol abgerundet, stiellos, frei oder festsitzend (oft mit einem Grübchen). Im oberen, dickeren Oral-Theile sind vier Thecal-Ostien deutlich, hinter dem centralen Munde ein Hydroporus, vor dem ventralen After ein Gonoporus.

Species typica: **Aristocystis bohemica**, BARRANDE, 1887.

Aristocystites bohemicus, BARRANDE, 12, pag. 108, Pl. 9—14.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 4).

Das Genus *Aristocystis* gründete BARRANDE auf eine ansehnliche und sehr interessante Amphoridee, welche in einer bestimmten Zone des böhmischen Unter-Silur (d 4) massenhaft vorkommt, besonders bei Zahorzan. Seine sehr ausführliche Beschreibung und die zahlreichen Abbildungen geben uns ein vollständiges Bild von dieser eigenthümlichen, durch die Einfachheit ihres Baues ausgezeichneten Form. Die Theca ist eiförmig oder birnförmig, 70—80 mm lang, im oberen Drittel 40—50 mm breit. Das untere dünnere Ende ist abgerundet und zeigt häufig am Aboral-Pol — oder etwas seitlich von demselben — eine kleine runde Grube, mittelst welcher das Thier wahrscheinlich (einer Ascidie ähnlich) am Boden festsass, einen festen Körper umfassend. Von älteren Thieren nimmt BARRANDE an, dass sie ganz frei waren. Im oberen Drittel der Kapsel treten vier Oeffnungen sehr deutlich hervor. BARRANDE hat dieselben an zahlreichen Exemplaren sehr genau beschrieben und abgebildet (12, Pl. 9, 10); er betrachtet desshalb *Aristocystis* als Vertreter einer besonderen Cystoideen-Gruppe, da er bei den übrigen Thieren dieser Klasse stets nur 3 oder 2 Oeffnungen, bisweilen nur eine fand (12, pag. 45, 49). Oben am Oral-Pol der vertikalen Hauptaxe liegt die einfache Mundöffnung, welche einen breiten Querspalt bildet, mit einer dorsalen Oberlippe und ventralen Unterlippe. Dicht unter demselben, am rechten Mundwinkel, zeigt sich ein kleinerer Querspalt, den ich für den Hydroporus halte. Weiter vom Munde entfernt, bald in der ventralen Mittellinie, bald rechts davon liegt der kleine kreisrunde Gonoporus; und unmittelbar unter diesem der grosse kreisrunde After, welcher durch eine Klappen-Pyramide (mit 6—8 dreieckigen Klappen) geschlossen wird. Der Zwischenraum zwischen den beiden vorderen spaltförmigen und den beiden hinteren kreisrunden Oeffnungen ist von wechselnder Länge (10—20 mm). Der Platten-Panzer von *Aristocystis* ist fest und sehr dick, wohlerhalten und besteht aus drei Schichten. Die dickste mittlere Schicht bilden zahlreiche polygonale Platten von mittlerer Grösse, die bald ganz unregelmässig, bald ziemlich regelmässig (hexagonal und in 12—18 transversalen

Reihen geordnet) sind. Sie werden von zahlreichen, feinen, gebogenen Kanälen (nach meiner Ansicht Blutgefässen) durchzogen, welche einfach (oder verästelt) von der inneren zur äusseren Fläche emporsteigen; das blinde äussere Ende derselben ist durch die solide Deckplatte nach aussen abgeschlossen; das offene innere Ende soll die poröse innere Deckplatte durchbohren. Ein Anthodium subtegminale (zusammengesetzt aus fünf fächerförmigen, sechstheiligen „*Hydrophora palmata*") soll bei *Aristocystis* vom Munde ausgehen und an der inneren Kapselfläche des Peristom liegen; es wird auch von NEUMAYR (8, pag. 412) und von ZITTEL (7, pag. 153) angenommen. Vergleicht man jedoch kritisch die Beschreibung und Abbildung, welche BARRANDE von demselben gibt, (12, pag. 41, 104, Pl. 14, Fig 1—6), so gelangt man zu der Ueberzeugung, dass die drei, derselben zu Grunde liegenden Fragmente nicht zu *Aristocystis* gehören, sondern zu *Palmacystis* oder einer verwandten Glyptocystide. BARRANDE selbst betont, dass er diese Bildung niemals bei den zahlreichen typischen Exemplaren von *Aristocystis bohemica* gefunden habe; er stellt die drei fraglichen Peristom-Fragmente (— die in einer ganz anderen Gegend gefunden wurden! —) nur desshalb zu dieser Gattung, weil ihm die Struktur der Panzer-Platten ähnlich erscheint.

13. Genus: **Deutocystis,** BARRANDE, 1887.

Deutocystites, **BARRANDE, 12, pag. 145, Pl. 15, 16.**
Taf. II, Fig. 19, 20.

Aristocystida mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen, ungleichen, rundlichen oder polygonalen Tafeln, ohne Porenrauten. Theca eiförmig, unten am Aboral-Pol zugespitzt, stiellos. Oben am Oral-Pol springt das kurze Mundrohr vor, unterhalb desselben auf der Bauchseite die grosse After-Oeffnung mit Klappen-Pyramide; zwischen dem centralen Mund und dem ventralen After liegt links der dreitheilige Gonoporus (— vereinigt mit dem Hydroporus? —).

Species typica: **Deutocystis modesta,** BARRANDE, 1887.

Deutocystites modestus, **BARR., pag. 149, Pl. 15, II, Fig. 1—26.**
Fundort: Unter-Silur von Böhmen (d 2—d 4).

Das Genus *Deutocystis* wird durch die eigenthümliche Amphoridee vertreten, welche BARRANDE als *Deutocystites modestus* sehr sorgfältig geschildert hat. Dieselbe schliesst sich am nächsten an die vorhergehende *Aristocystis* an, unterscheidet sich aber von ihr wesentlich durch das Verhalten der Thecal-Ostien. Die Kapsel ist regelmässig eiförmig (30—60 mm lang, 20—40 mm breit); der untere aborale Pol ist spitz und scheint ohne Stiel im Schlamm gesteckt zu haben. Am oberen dickeren Theile liegen, ziemlich nahe beisammen, die drei Kapsel-Oeffnungen, in der Mitte (am Oral-Pol der Hauptaxe) die einfache Mundöffnung, welche rüssel-

förmig vortritt, und mit einem Kranze von fünf grösseren Platten umgeben ist. Unterhalb derselben auf der Bauchseite liegt die grössere After-Oeffnung, mit einer pentagonalen Klappen-Pyramide. Zwischen beiden Darmöffnungen in der Mitte, asymmetrisch auf der rechten Seite, zeichnet sich eine kleinere herzförmige Oeffnung durch ihre konstant dreitheilige Form aus (Taf. II, Fig. 19, 20). Von den drei Ostien dieser Apertura cordiformis betrachte ich das grössere, dem Munde zugekehrte, unpaare als den Hydroporus; die beiden kleineren, paarigen, dem After zugekehrten Oeffnungen als Gonoporen. Dasselbe interessante Verhältniss zeigt eine Tiefsee-Holothurie: *Elpidia purpurea*. Der Platten-Panzer ist dick, aus sehr zahlreichen, subregulär-polygonalen Tafeln von geringer Grösse zusammengesetzt. Einzelne grössere Platten springen hier und da an verschiedenen (wechselnden) Stellen gewölbt vor. Die Tafeln sind zwar fein porös, aber ohne Porenrauten, mit innerer und äusserer solider Deckschicht.

14. Genus: **Amphoracystis**, E. Haeckel (nov. gen.).

Aristocystida mit irregulärem und inkompletem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen und ungleichen rundlichen Tafeln, ohne Poren-Rauten Theca eiförmig, unten am Aboral-Pol zugespitzt, stiellos. Oben am Oral-Pol springt ein starkes cylindrisches Mundrohr vor, unterhalb desselben auf der Bauchseite liegt die grosse After-Oeffnung, zwischen beiden links der kleine runde Gonoporus.

.Species typica: **Amphoracystis irregularis**, E. Haeckel.

Deutocystites irregularis, Barrande, 12, pag. 147, Pl. 15, I, Fig. 1—11.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 4, Zahorzan).

Das Genus *Amphoracystis* gründe ich für die interessante kleine Amphoridee, welche Barrande als *Deutocystis irregularis* beschrieben hat. Sie unterscheidet sich von der echten *Deutocystis* (*modesta*) durch mehrere sehr wesentliche Eigenthümlichkeiten. Der Platten-Panzer besteht nicht, wie bei allen anderen *Aristocystiden*, aus polygonalen Tafeln, welche mit ihren Rändern und Ecken zusammenstossen, sondern aus runden, meist elliptischen, theilweise auch kreisrunden Tafeln von sehr verschiedener Grösse; dieselben sind ohne alle Ordnung in das Bindegewebe des Corium eingelagert, so dass zwischen ihnen mehr oder weniger deutliche (meist dreieckige) Lücken offen bleiben. Die grösseren Tafeln sind in der Mitte verdickt und hügelförmig vorgewölbt. Ich glaube, dass man diese inkomplete Tabulation der Theca, welche einem schlechten Strassen-Pflaster gleicht, als eine ursprüngliche und sehr primitive Form der Bildung des Dermal-Skelets ansehen darf; man könnte dar-

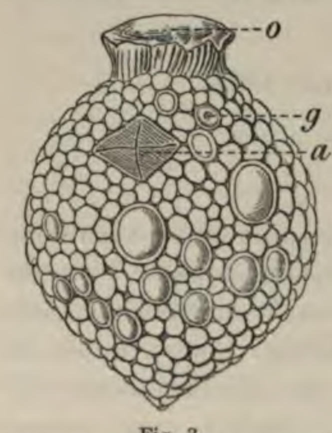


Fig. 3.
Amphoracystis irregularis.
Die Theca nach Barrande (l. c.), o Mundrohr, a After, g Gonoporus.

auf hin auch *Amphoracystis* zu den *Eocystiden* stellen, oder als Uebergangs-Form von diesen zu den ächten, komplet getäfelten *Pirocystiden* betrachten. Die untersilurische Form, welche BARRANDE als *Deutocystites modestissimus* beschrieben hat (12, pag. 148, Pl. 16, Fig. 6—18) scheint den Uebergang von *Amphoracystis* (*irregularis*) zu *Deutocystis* (*modesta*) zu vermitteln. Von der ächten *Deutocystis*, deren eiförmige stiellose Kapsel äusserlich sehr ähnlich ist, unterscheidet sich *Amphoracystis* ausserdem durch den gänzlichen Mangel von Poren-Kanälen in den Panzer-Platten, sowie durch den einfachen (— nicht dreitheiligen! —) Gonoporus. Die grosse rhombische After-Oeffnung (Fig. 3a) scheint mit einer vierklappigen Pyramide bedeckt gewesen zu sein.

15. Genus: **Pirocystis**, BARRANDE, 1887.

Pyrocystites (— melius *Pirocystites!* —), BARR., 12, pag. 170, Pl. 29.
Taf. II, Fig. 21, 22.

Aristocystida mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen polygonalen Tafeln, ohne Poren-Rauten. Theca birnförmig, unten am Aboral-Pol in einen kurzen dicken Stiel übergehend. Oben am abgerundeten Oral-Pol liegt central der kleine warzenförmige Mund, excentrisch der grosse After mit Klappen-Pyramide, zwischen beiden der kleine runde Gonoporus.

Species typica: **Pirocystis pirum**, BARRANDE, 1887.

Pyrocystites pirum, BARR., 12, pag. 174, Pl. 29, Fig. 6—28.
Fundort: **Ober-Cambrium** und **Unter-Silur** von Böhmen.

Das Genus *Pirocystis* gründete BARRANDE für eine cambrische Amphoridee, welche er als nächstverwandt mit *Aristocystis* und *Craterina* betrachtet; namentlich soll die Struktur des dicken porösen Platten-Panzers dieselbe sein. Die Gattung soll sich besonders durch typische Birnform der Kapsel unterscheiden, wie auch der Name andeutet. Das untere Ende der Birne geht in einen dicken kurzen Stiel über. Am oberen abgerundeten Ende liegt in der Mitte der kleine, runde, etwas warzenförmig vorspringende Mund; etwas entfernt davon springt auf der Bauchseite die ansehnliche, brustwarzen-ähnliche After-Pyramide vor, mit 6 dreieckigen Klappen bedeckt. In der Mitte zwischen Mund und After, etwas links von der ventralen Mittellinie, ist deutlich die kleine kreisrunde „Dritte Oeffnung“ zu erkennen, wahrscheinlich der Gonoporus (l. c. Pl. 29, Fig. 7). Ausser der typischen Species *Pirocystis pirum* zieht BARRANDE zu dieser Gattung noch eine zweite Art: *Pirocystis desiderata* (l. c. Pl. 29, Fig. 29—34). Die beiden kleinen Fragmente, auf welche er dieselbe gründet, sind abgelöste Kelchdecken, an deren Innenfläche sich ein deutliches subtegminales Anthodium zeigt, mit fünf „Hydrophora palmata“; nach meiner Ansicht gehören diese zu *Glyptocystiden* (vgl. zur Kritik derselben oben S. 48 und unten pag. 92, sowie *Glyptocystis* und *Palmacystis*).

16. Genus: **Craterina**, BARRANDE, 1887.

Craterina, BARR., 12, pag. 121—142, Pl. 17—21.
? Calix, MARIE ROUAULT; 12, pag. 140.

Aristocystida mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen, ungleichen, polygonalen Tafeln, ohne Poren-Rauten. Theca umgekehrt-kegelförmig, unten am Aboral-Pol stiellos, befestigt durch eine Zapfen-Höhle. Die weite obere Oeffnung des Kelches durch eine weiche Kelchdecke (?) geschlossen, mit zwei Oeffnungen (?), centralem Mund und excentrischem After.

Craterina bohemica, BARRANDE, 1887.

Craterina bohemica (et *excavata*) BARR. 12, pag. 129—135, Pl. 17—21; Pl. 31, 34, 35.
Fundort: Unter-Silur von Böhmen (d 4, Zahorzan).

Das Genus *Craterina* gründete BARRANDE für eine grosse angebliche Cystoidee, welche massenhaft in den unter-silurischen Schichten von Böhmen (d 4) sich findet. Die Theca gleicht einem flachen Trichter oder einem umgekehrten Kegel, dessen obere Mündung kreisrund ist, der untere Scheitel aufgewachsen, mit einer Zapfen-Höhle zum Ansatz. Die Höhe des Kegels ist bald ungefähr seinem horizontalen Durchmesser gleich (*Craterina excavata*), bald kaum halb so gross (*Craterina bohemica*), bald grösser (*Craterina infundibulum*). Nach diesen geringen Differenzen des kraterförmigen Kelches unterscheidet BARRANDE nicht weniger als 14 Arten. Trotzdem aber Hunderte von solchen konischen Kelchen gefunden wurden, konnte niemals eine vollständige Kelchdecke beobachtet werden. Es scheint, dass die weite Mündung des Kelches durch eine weiche Ventral-Membran geschlossen und diese nur mit kleinen Plättchen locker gepflastert war. Da dieselbe sich fast niemals erhalten konnte, bleibt auch die Zahl und Lage der Oeffnungen in dieser Kelchdecke unsicher; es scheint jedoch, dass oben in derselben unweit des centralen Mundes der excentrische After lag (12, Pl. 17, Fig. 2); die „dritte Oeffnung" ist an diesem Fragment nicht sichtbar. Die subtegminalen Subvektoren, welche BARRANDE als „Hydrophora palmata" an zwei kleinen Theca-Fragmenten fand, und zu *Craterina* zieht (12, pag. 125, Pl. 17, II. Fig. 7; Pl. 34, Fig. 19, 20), gehören sicher nicht zu dieser Gattung, sondern zu einer *Glyptocystide* (vergl. oben pag. 48, unten pag. 94). Die Zusammensetzung und Struktur der porösen Panzer-Platten ist bei *Craterina* dieselbe wie bei den nächst verwandten Gattungen *Pirocystis* und *Aristocystis*.

17. Genus: **Dendrocystis**, BARRANDE, 1887.

Dendrocystites, BARR. 12, pag. 142, Pl. 26, 27.
Taf. II, Fig. 23, 24.

Aristocystida mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen, ungleichen, polygonalen Tafeln ohne Porenrauten. Theca umgekehrt birn-

förmig, dehnbar, wegen der Verschiebbarkeit der dünnen Tafeln von wechselndem Umriss. Unten am Basal-Pol ein starker konischer Stiel, der sich gegen das Ende dünn auszieht. Oben am Oral-Pol ein langer pyramidaler Rüssel, an dessen Ende sich der Mund öffnet. Unten neben dem dicken Stiel-Ursprung der After mit grosser Klappen-Pyramide.

Species typica: **Dendrocystis Sedgwicki,** BARRANDE, 1887.

Dendrocystites Sedgwickii, **BARRANDE, 12, pag. 142, Pl. 26, 27.**
Fundort: Unter-Silur von Böhmen (d 2—d 4).

Das Genus *Dendrocystis* wird nur durch eine einzige, sehr eigenthümliche Amphorideen-Form gebildet, die wahrscheinlich den einzigen bekannten Vertreter einer selbstständigen Familie darstellt: Dendrocystida. BARRANDE hat von derselben zahlreiche gute Abbildungen gegeben; seine Beschreibung ist jedoch sehr mangelhaft. Später hat NEUMAYR (1889, 8, pag. 407) eine andere Deutung ihrer Organisation versucht — wie mir scheint, nicht glücklich. Die Theca ist umgekehrt birnförmig und erreicht (ohne Stiel) einen Durchmesser von 30—40 mm. Ihre dünne Wand ist aus sehr zahlreichen polygonalen Tafeln zusammengesetzt, die in Grösse, Form und Anordnung keinerlei Regelmässigkeit zeigen. Die kleinen Platten sind völlig solid und porenlos, innen und aussen von einer feinen, soliden, homogenen Deckschicht überzogen. Die auffallende Unregelmässigkeit und Mannigfaltigkeit der Körperform in den zahlreichen, von BARRANDE abgebildeten Exemplaren erklärt sich wohl nur durch die Annahme, dass der dünne Plattenpanzer sehr dehnbar und beweglich war; bei der Versteinerung wurde er in der verschiedensten Weise gefaltet und zusammengedrückt. Von beiden Polen der vertikalen Hauptaxe geht ein einziger, hohler, starker Fortsatz aus, dessen dicke Basis sich gegen das Ende allmählich verdünnt. Einer von diesen beiden Fortsätzen ist jedenfalls der Kapsel-Stiel; der andere wird von BARRANDE als ein Rüssel, von NEUMAYR als der einzige entwickelte Arm gedeutet. Ich schliesse mich vorläufig der ersteren Deutung an, möchte jedoch die Frage aufwerfen, ob nicht umgekehrt der grössere (in BARRANDE's Figuren nach unten gekehrte) Fortsatz der Rüssel, der kleinere (obere) der Stiel ist? Der grössere untere Fortsatz („Stiel") ist etwas länger als die Theca, an dem konischen proximalen Theile fast ein Drittel so dick und mit zahlreichen kleinen Platten unregelmässig getäfelt; am distalen Theile verdünnt er sich in eine doppelt so lange, cylindrische Röhre, die am Ende nur von einer Reihe hohler Glieder gebildet wird. Ist die terminale Oeffnung der Mund oder das abgebrochene Ende der Ansatz-Basis? Oder steckte die Röhre im Schlamm? — Der kleinere obere Fortsatz („Rüssel") ist etwas kürzer als die Theca und bildet eine schlanke dreiseitige (— oder fünfseitige? —) Pyramide; ihre Höhle öffnet sich oben am zugespitzten Ende durch einen kleinen Mund (?); ihre dünne Wand ist aus mehreren (3—5?) transversalen Reihen von alternirenden Tafeln zusammengesetzt. Sowohl der

Rüssel als der Stiel sind in den zahlreichen Figuren von BARRANDE bald gerade, bald gebogen dargestellt. Thecal-Ostien hat derselbe nicht finden können; er bildet aber sehr deutlich ab: I. Die terminalen Oeffnungen an den beiden Enden der Fortsätze (besonders des unteren!) und II. eine grosse excentrische Klappen-Pyramide, die unzweifelhaft dem After der übrigen Amphorideen und Cystoideen entspricht. Dieselbe wird von 5—6 dreieckigen Klappen gebildet, ist an der Basis von einem Kranze kleiner Täfelchen (12—18?) umgeben und springt im unteren dickeren Theile der birnförmigen Kapsel bedeutend vor (in den meisten Figuren von BARRANDE auf der linken Seite) dicht neben dem Stiel-Abgang (12, Pl. 26, Fig. 1, 2, 14, 16, 18 u. s. w.) In mehreren Figuren hängt hier eine ventrale Ausstülpung, wie ein (— mit Nahrung oder Geschlechts-Produkten? --) vollgestopfter Bruchsack neben dem Stiel-Ansatz herab. Gegenüber (— auf der rechten Seite der citirten Figuren —) ist die Theca dünner und flacher; in einigen Figuren sieht es aus, als ob hier unten (rechts neben dem Stiel-Ansatz) eine dritte grosse Oeffnung vorspringe, der Gonoporus? (l. c. Pl. 26, Fig. 1, 6, 10, 18; Pl. 27, Fig. 2, 6, 19, 20 u. s. w.) Die Theca von Dendrocystis erlangt in Folge dieser eigenthümlichen Bildung eine ausgesprochen bilateral-symmetrische Form, während keine Spur einer pentaradialen Struktur zu erkennen ist. Wahrscheinlich war der „Rüssel" an seiner Basis von einem Kranze von weichen Mundtentakeln umgeben. Die Deutung von NEUMAYR, dass der „Rüssel" ein einziger, hoch entwickelter „Arm" sei, scheint mir nicht begründet; die „doppelte, überaus regelmässige Porenreihe", die er in einer Figur findet (12, Pl. 26, Fig. 13), existirt nach des Darstellung von BARRANDE nicht.

18. Genus: **Achradocystis,** VOLBORTH, 1870.

Achradocystites, VOLBORTH, Mém. Acad. Petersburg, Vol. XVI.
Cyclocrinus (?) EICHWALD, 1860, Lethaea Rossica, Vol. I, pag. 637, Tab. 32, Fig. 20, 21.

Aristocystida mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus sehr zahlreichen und kleinen, polygonalen Tafeln, ohne Porenrauten. Theca kugelig oder eiförmig, unten mit einem langen gegliederten Stiel. After mit Klappen-Pyramide, in der Mitte der Höhe. Zwischen centralem Mund und ventralem After ein Gonoporus (?).

Species typica: **Achradocystis Grewingkii,** VOLBORTH, 1870.

Achradocystites Grewingkii, VOLBORTH, 1870; Mém. Acad. Petersb. Vol. XVI, Fig. 3, 4.

Das Genus *Achradocystis* gründete VOLBORTH für ein einzelnes Exemplar einer kugeligen Cystoidee, welche er in untersilurischen Geschieben von Esthland zusammen mit Echinosphaeriten fand. Leider fehlte der oberste orale Theil der kugeligen Theca; doch ist es sehr wahrscheinlich, dass hier zwischen dem centralen Munde und dem ventralen After ein Gonoporus lag. Der After (in halber Höhe der Kapsel) ist mit einer Klappen-Pyramide (mit 7 dreieckigen Tafeln) versehen.

Am Aboral-Pol sitzt ein starker cylindrischer Stiel, länger als die Kapsel, aus einer Reihe scheibenförmiger Glieder gebildet. Die kleinen und sehr zahlreichen Tafeln, welche den Panzer zusammensetzen, sollen die Form eines runden Kammrades haben, aber nicht mit den Zähnen in einander greifen; vielmehr sollen die Zähne der benachbarten Platten sich so mit den Spitzen berühren, dass dreieckige Löcher zwischen ihnen bleiben. Sehr ähnlich scheinen sich auch die Täfelchen zu verhalten, welche den kugeligen Panzer von *Cyclocrinus Spaski* zusammensetzen (17, pag. 638, Pl. 32, Fig. 21); jedoch ist diese unter-silurische Art zu unvollständig bekannt, um die Identität beider Gattungen sicher behaupten zu können; beide kommen in denselben Vaginaten-Kalken von Esthland vor (!), den „Cyclocrinus-Kalken von Mounalass“.

19. Genus: **Orocystis**, BARRANDE, 1887.

Orocystites, BARRANDE, 12, pag. 168, Pl. 7, 8.

Aristocystida mit subregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus einer mässigen Zahl von grossen hexagonalen Tafeln mit Porenrauten. Theca rundlich eiförmig, unten am Aboral-Pol zugespitzt und durch einen kurzen excentrischen Stiel befestigt. Oben am Oral-Pol das vorspringende Mundrohr und daneben, durch eine tiefe Peristom-Bucht getrennt, das konische After-Rohr. Zwischen beiden Darmöffnungen, links von der Ventral-Linie, der kleine Gonoporus.

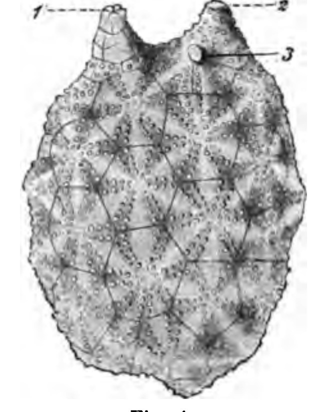


Fig. 4.
Orocystis Helmhackeri.
Copie nach BARRANDE (l. c.).
2 Mund, 1 After, 3 Gonoporus.

Species typica: **Orocystis Helmhackeri**, BARRANDE.

Orocystites Helmhackeri, BARRANDE, 12, pag. 170, Pl. 7, 8.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 4, Chrustenitz).

Das Genus *Orocystis* bildet zusammen mit den drei folgenden Gattungen die Subfamilie der Orocystiden, ausgezeichnet durch die reguläre Struktur des Platten-Panzers, dessen grosse hexagonale Tafeln Poren-Rauten und Rippen-Sterne zeigen. Auch im übrigen Körperbau erscheinen diese vier Gattungen nächst verwandt. *Orocystis* unterscheidet sich von den übrigen durch die eigenthümliche, gewissen Ascidien auffallend ähnliche Gestalt der Theca. Dieselbe ist rundlich eiförmig oder ellipsoid, 30—40 mm lang, 24—27 mm breit, am Aboral-Pol durch einen kurzen excentrischen Stiel festgewachsen, am Oral-Pol mit zwei vorspringenden, abgestutzt kegelförmigen Oeffnungen, welche durch eine tiefe Ventral-Bucht getrennt sind. Die grössere, etwas höher gelegene Mundöffnung ist einfach, abgestutzt und scheint in ein dünnwandiges cylindrisches Mundrohr auszugehen; die kleinere, tiefer ventral gelegene Afteröffnung ist mit einer Klappen-Pyramide versehen. In der Mitte zwischen beiden Darmöffnungen liegt asymmetrisch, links von der ventralen

Mittellinie, eine dritte, kleine, kreisrunde Oeffnung, der Gonoporus (vielleicht zugleich Hydroporus?). Der Plattenpanzer ist dünn, aus grossen, subregulär-hexagonalen Tafeln zusammengesetzt, deren jede einen erhabenen Stern von 5—7 (meist 6) stark vorspringenden Rippen trägt.

20. Genus: **Heliocystis**, Eichwald, 1860.

Heliocrinus, **Eichwald; 1860, 17, pag. 629.**
Taf. II, Fig. 25, 26.

Aristocystida mit subregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus einer mässigen Zahl von grossen, meist hexagonalen Tafeln mit Porenrauten. Theca kugelig oder rundlich-eiförmig, unten am Aboral-Pol abgerundet, frei oder durch einen kurzen Stiel befestigt. Oben am Oral-Pol die einfache Mundöffnung und gleich daneben, links von der Ventral-Linie, der Gonoporus, tiefer unterhalb der After.

Species typica: **Heliocystis radiata**, Eichwald, 1860.

Heliocrinus radiatus, **Eichwald, 1860, 17, pag. 630, Tab. 32, Fig. 16, 17.**
Fundort: Unter-Silur von Russland; Orthoceras-Kalk von Reval.

Das Genus *Heliocystis* (= *Heliocrinus*) gründete Eichwald für jene Cystoideen, welche früher zu *Caryocystis* gerechnet wurden, sich aber von den ächten langgestreckten Formen dieser Gattung durch die kugelige oder rundlich eiförmige Gestalt der Theca unterscheiden. Die Bezeichnung *Heliocrinus* ist passender in *Heliocystis* zu verwandeln. Die Mundöffnung am oberen Pol springt oft in Form eines kurzen cylindrischen Rohres vor, dessen Mündung glatt und schief abgeschnitten ist. Gleich daneben links liegt die grosse runde Geschlechtsöffnung; der After tiefer unten, aber doch stets im oberen Drittel der Kapsel. Die 6 Sternrippen auf den grossen hexagonalen Tafeln der blasenförmigen Theca sind in den meisten Arten dieser Gattung auffallend stark entwickelt und rechtfertigen die Bezeichnung *Heliocystis*; selten sind einzelne 5strahlige und 7strahlige Tafeln zwischen die 6strahligen eingeschaltet. Einige Species dieser Gattung sind fast vollkommen kugelig (oder eigentlich „endosphärische Polyeder"); sie sind sehr ähnlich *Echinosphaera*, von der sie sich durch den Mangel der Brachiolen unterscheiden. Bei anderen Arten verlängert sich die vertikale Hauptaxe und die Kapsel wird eiförmig oder birnförmig. Man kann diese beiden Gruppen als Subgenera unterscheiden, das sphärische *Heliocrinum* und das eiförmige oder birnförmige *Heliopirum*:

I. Subgenus: **Heliocrinum, Species globosae:**

1. **Heliocystis granatum** (= *Caryocystis granatum*) **L. Buch, 11, pag. 17, Taf. I, Fig. 20.**
2. **Heliocystis baltica** (= *Echinosphaera baltica*) **Eichwald, 17, pag. 630.**
3. **Heliocystis aranea** (= *Echinosphaerites aranea*) **Volborth, 16, pag. 184, Tab. IX, Fig. 2, 3.**
4. **Heliocystis prominens** (= *Caryocystis prominens*, **Angelin, 13, pag. 29, Tab. XII, Fig. 18—21.**
5. **Heliocystis geometrica** (= *Caryocystis geometrica*) **Angelin, 13, pag. 29, Taf. XII. Fig. 22—24.**

II. Subgenus: **Heliopirum: Species ovatae vel piriformes.**

6. Heliocystis radiata (= *Heliocrinus radiatus*) EICHWALD, 14, pag. 630, Tab. 32, Fig. 16, 17.
7. Heliocystis ovalis (= *Caryocystis ovalis*) ANGELIN, 13, pag. 28, Pl. 27, Fig. 11a, b.
8. Heliocystis tenuistriata (= *Caryocystis tenuistriata*) ANGELIN, 13, pag. 29, Tab. XII, Fig. 25, 26 (copirt auf unserer Taf. II, Fig. 25, 26).
9. Heliocystis alutacea (= *Caryocystis alutacea*) ANGELIN, 13, pag. 29, Tab. XIII, Fig. 10—15.

21. Genus: **Caryocystis,** LEOPOLD BUCH, 1845.

Caryocystites, LEOPOLD BUCH, 1845; 11, pag. 19.
Heliocrinus, EICHWALD, 17, pag. 629.
Taf. II, Fig. 27.

Aristocystida mit subregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus einer mässigen Zahl von grossen, meist hexagonalen Tafeln mit Poren-Rauten. Theca langgestreckt, cylindrisch oder fast spindelförmig, unten am Aboral-Pol durch einen kurzen Stiel befestigt. Oben am Oral-Pol die kleine Mundöffnung und dicht daneben (links) der Gonoporus; viel tiefer (in der Mitte oder der unteren Hälfte der Kapsel) der After.

Species typica: **Caryocystis testudinaria,** LEOPOLD BUCH, 1845.

Caryocystites testudinarius, LEOPOLD BUCH, 1845; 11, pag. 19, Taf. I. Fig. 20.
Sphaeronites testudinarius, HISINGER, 1837; Lethaea Suecica, pag. 92, Tab. XXV, Fig. 9d.
Fundort: **Unter-Silur** von Scandinavien und Russland.

Das Genus *Caryocystis* gründete BUCH für zwei Arten seiner Cystideen, von denen die eine (*Caryocystites granatum*) später von EICHWALD als Typus seiner Gattung *Heliocrinus* abgetrennt wurde (= *Heliocystis*, pag. 58). Die andere, langgestreckte Art, *Caryocystis testudinaria*, betrachten wir als Typus dieser Gattung (BUCH, l. c. Taf. I, Fig. 20). Die cylindrische Theca ist fast 4 mal so lang als breit (75 mm lang, 20 mm breit), oben und unten etwas verdünnt und abgerundet. Ihre Axe ist etwas verbogen. Am Aboral-Pol scheint sie unten durch einen sehr kurzen Stiel befestigt zu sein. Oben am Oral-Pol ist eine sehr kleine, zweilippige Mundöffnung sichtbar, und dicht daneben (links von der Ventral-Linie) ein runder Gonoporus. Der grosse runde After liegt ungefähr in der Mitte der Länge. Der Panzer wird durch 8—9 alternirende Zonen von grossen, regelmässig sechseckigen Platten mit Poren-Rauten gebildet; in jeder Zone liegen ringsum 6—8 Platten neben einander. Verschieden von BUCH's Original-Form ist diejenige, welche ANGELIN unter dem gleichen Namen sehr sorgfältig abgebildet hat (13, pag. 29, Tab. XIII, Fig. 4—9). Die Kapsel ist hier spindelförmig, nach beiden Polen konisch verjüngt; der Mund ein Längsspalt mit verdickten Lippenrändern; der After durch eine Klappen-Pyramide geschlossen. Besonders interessant ist bei dieser Form, die man als *Caryocystis Angelini* unterscheiden kann, die dreitheilige Form des Gonoporus (l. c. Fig. 6);

sie erinnert an *Deutocystis* (vergl. pag. 51). Eine dritte Form hat EICHWALD als *Caryocystis pumila* beschrieben (17, pag. 629, Tab. 32, Fig. 19 a—c.). Die Tafeln, welche ihre Kapsel zusammensetzen, sind viel grösser, aber weniger zahlreich (nur 4 Zonen). Der After liegt viel weiter hinten, in der Nähe des Stieles.

22. Genus: **Holocystis,** HALL, 1868.

Holocystites, HALL 24, Report 20, pag. 311, Pl. 12, 12 A.
Megacystites, HALL, 24, Ibid. pag. 380.
Megacystis, ANGELIN, 1878, 13, pag. 29.
Taf. II, Fig. 28.

Aristocystida mit subregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus einer mässigen Zahl von grossen, meist hexagonalen Tafeln (mit Poren-Rauten?). Theca langgestreckt, cylindrisch oder länglich birnförmig, am dünneren Aboral-Pol in einen cylindrischen Stiel übergehend. Am Oral-Pol sind nur zwei Oeffnungen sichtbar, der centrale Mund und dicht daneben der excentrische After (?).

Species typica: **Holocystis cylindrica,** HALL, 1868.

Holocystites cylindricus, HALL, 24, pag. 311, Pl, 12, Fig. 7.
Caryocystites cylindricus, HALL, 1860, Ann. Rep. Geol. Wisconsin.
Fundort: Ober-Silur von Nord-Amerika (Wisconsin).

Das Genus *Holocystis* (= *Megacystis*) wurde von HALL für eine Anzahl von nordamerikanischen Cystoideen gegründet, welche sich von der nächstverwandten *Caryocystis* durch den Mangel des Gonoporus unterscheiden sollen. Die cylindrische Theca ist 3—4 mal so lang als breit (80—90 mm lang, 20—30 mm breit), unten meist etwas verdünnt und durch einen kurzen Stiel befestigt. Oben am Oral-Pol befindet sich die centrale runde Mundöffnung (ohne Spur von Brachiolen-Ansatz), und dicht daneben eine zweite, excentrische Oeffnung, welche entweder der After oder der Gonoporus ist. Im letzteren Falle würde der After (— als „dritte", von HALL vermisste Oeffnung —) weiter hinten oder nahe der Stiel-Basis zu suchen sein, wie bei dem europäischen, sehr nahe verwandten *Caryocrinus.* In der That ist in einigen Figuren von HALL (l. c. Pl. 12) hinten eine grössere Oeffnung angegeben, welche er als Stiel-Ansatz deutet. Es entsteht aber die Frage, ob *Holocystis* nicht (— ebenso wie *Aristocystis*) nur in der Jugend durch einen Stiel befestigt, später frei ist. Die langgestreckte cylindrische Körperform erinnert an *Ascocystis* und an die Holothurien. Die sechs Species von *Holocystis,* welche HALL abbildet (— sämmtlich aus dem ober-silurischen Niagara-Kalk von Wisconsin —), unterscheiden sich theils durch die Form der Theca, (bald mehr cylindrisch, bald mehr länglich birnförmig), theils durch die verschiedene Täfelung des Panzers. Diese ist bei den meisten sehr regelmässig, aus 6—9 Zonen von grossen, hexagonalen Platten zusammen-

gesetzt; nur bei *Holocystis alternata* (l. c. Pl. 12, Fig. 9, copirt auf unserer Taf. II, Fig. 28) ist zwischen je zwei Gürtel von grossen Tafeln ein schmaler Gürtel von kleineren eingeschaltet; dieser Modus der Panzer-Bildung ist sonst selten.

Vierte Familie der Amphorideen:

Palaeocystida, E. HAECKEL, 1895.

Palaeocystida, E. HAECKEL, 1895; 50, pag. 5.
Echinosphaeritida, NEUMAYR, 1889, 8, pag. 413 (partim!)
Echinosphaeritida, ZITTEL, 1895, 7, pag. 154 (partim!)
Taf. I.

Familien-Charakter: Amphorideen mit monaxoner, oft kugeliger, meistens birnförmiger oder eiförmiger Theca, deren Querschnitt kreisrund ist. Platten-Panzer vollständig, aus zahlreichen kleinen polygonalen Tafen ohne bestimmte Ordnung zusammengesetzt, auf der dorsalen und ventralen Seite nicht verschieden. Mund am oberen Pole der vertikalen Hauptaxe, mit einem radialen Peristom und einem Kranze von (3—5 oder mehr) gegliederten Brachiolen.

Die Familie der Palaeocystida umfasst diejenigen Amphorideen, deren Theca monaxon ist und deren Mundöffnung von *Brachiolen* oder „Aermchen" umgeben war, d. h. von Tentakeln mit gegliedertem Kalk-Skelet. Durch die Ausbildung dieser „Mundarme", welche deutlich artikulirt, oft mit Pinnulae und Saumplättchen besetzt sind, nähert sich diese Familie den ächten Cystoideen (besonders den Glyptocystiden), sowie auch den älteren Crinoideen; sie unterscheidet sich aber von letzteren wesentlich dadurch, dass die „Arme" noch den Charakter einfacher „Mundfühler" behalten und nicht vom Munde auf die Theca in aboraler Direktion hinüber rücken. Daher fehlen auch den Palaeocystiden vollständig die Ambulacren und die perradialen, in deren Mittellinie verlaufenden Subvektoren, nebst den Prinzipal-Kanälen. Ich stelle zu dieser Familie die Genera *Arachnocystis*, *Echinosphaera*, *Palaeocystis* und *Comarocystis;* wahrscheinlich sind ihnen auch die cambrischen Genera *Acanthocystis* und *Archaeocystis* anzuschliessen. Sie enthält demnach einen Theil derjenigen Genera, welche NEUMAYR (8, und nach ihm ZITTEL, 7) als Cystoideen-Familie der Echinosphaeritida zusammengefasst haben. Aber zu diesen letzteren werden auch armlose Genera gerechnet (*Caryocystis*, *Orocystis*, *Dendrocystis* u. A.).

Die Theca der Palaeocystiden ist, an sich betrachtet, monaxon, weder bilateral, noch radial — wenn man von den Oeffnungen derselben und von dem Brachiolen-Kranz absieht. Sie ist fast rein kugelig bei *Echinosphaera*, und *Trinemacystis*, citronenförmig bei *Citrocystis*, birnförmig bei *Arachnocystis*, *Acanthocystis* und *Palaeocystis*, becherförmig bei *Archaeocystis*, ellipsoid bei *Comarocystis*. Demnach sind

bei *Echinosphaera* und *Trinemacystis* alle Durchmesser der Kapsel von fast gleicher Länge, während bei den Uebrigen der vertikale (die Hauptaxe) stets grösser ist als die horizontalen (Queraxen). Am aboralen Pole ist die Kapsel meistens durch einen kurzen Stiel befestigt; bei *Arachnocystis* wird derselbe so lang als die Theca und geht, nach oben verdickt, allmählich in diese über; bei *Comarocystis* und *Archaeocystis* scheint der schlanke Stiel cylindrisch zu sein und sich scharf von dem Basal-Pole der Theca abzusetzen. *Echinosphaera* sass auf dem Meeresboden mit einer wurzelartigen Basis unmittelbar auf.

Der Platten-Panzer der Theca besteht bei allen Palaeocystiden aus einer sehr grossen Zahl von kleinen polygonalen Platten, welche gewöhnlich unregelmässig geformt und angeordnet sind, überwiegend fünfeckig und sechseckig; nur bei *Comarocystis* und *Acanthocystis*, sowie theilweise bei *Echinosphaera*, sind die hexagonalen Tafeln meistens von gleicher Grösse. Bei *Arachnocystis* finden sich oft an einigen (unbestimmten) Stellen der Theca einzelne grössere elliptische Platten. Die Tafeln der meisten Palaeocystiden sind durch deutliche Poren-Rauten verbunden (vergl. pag. 22). Die parallelen Sutur-Kanäle oder Nahtbänder, welche dieselben (senkrecht zu den Suturen) bilden, bleiben bald auf die Peripherie der Platten beschränkt (*Comarocystis*), bald erreichen sie fast deren Centrum (*Palaeocystis*). Gewöhnlich wölbt sich in der Mitte jeder Tafel ein glatter Hügel vor, von welchem 5, 6 oder 7 radiale Rippen gegen deren Ecken vorlaufen; diese Rippen trennen zugleich die benachbarten dreieckigen Rauten-Hälften. Eine deutliche, porenlose, homogene Deckschicht überzieht die ganze Aussenfläche des Panzers, so dass keinerlei Kommunikation der „Poren"-Kanäle nach aussen möglich ist; bei einigen Palaeocystiden wird auch eine homogene innere Deckschicht beschrieben.

Thecal-Ostien sind wahrscheinlich bei allen Palaeocystiden drei vorhanden: der centrale Mund (am oberen Pol der verticalen Hauptaxe), der excentrische After, und die kleinere „dritte Oeffnung", die wir als Gonoporus deuten. Indessen ist die letztere nicht immer nachweisbar. Die Mundöffnung liegt bald central im oberen Pol der Theca, bald am oberen Ende eines rüsselförmigen Vorsprungs, welcher als Hals (*Collum*) bezeichnet worden ist (ANGELIN, 13, Tab. XIV); seine Basis ist meistens von 5 Oral-Platten umgeben (sehr deutlich und konstant bei *Arachnocystis*). Die spezielle Mundbildung ist in den Gattungen der Palaeocystiden übrigens sehr verschieden und direkt abhängig von der Ausbildung der Mundarme. -- Die After-Oeffnung ist stets ansehnlich, grösser als der Mund, und liegt ziemlich entfernt von diesem, meistens an der Grenze des oberen und mittleren Drittels der Kapselhöhe. Der After erscheint stets durch eine „Klappen-Pyramide" geschlossen, welche meistens aus 5, selten 6 oder mehr dreieckigen Tafeln zusammengesetzt ist. -- Auch der kleine Gonoporus, die kreisrunde Geschlechts-Oeffnung (— und zugleich Hydroporus? —) scheint oft mit einer Klappen-Pyramide bedeckt gewesen zu sein; sie liegt meistens in der Mitte zwischen Mund und After, links von der ventralen Mittellinie; bisweilen ist sie nahe an den Mund herangerückt; bei *Citrocystis* liegt sie in der Wand des Mundrohrs.

Die Mundarme (*Brachiola*) erscheinen bei den Palaeocystiden zum ersten Male als selbstständige skelethaltige Organe, und zwar als reine Peristom-Theile, welche bald unmittelbar aus den Ecken der Mundspalte, bald aus dem oberen Rande des erhöhten Mundrohres sich erheben, ganz unabhängig von der Panzer-Kapsel des Rumpfes. Daher zeigt diese letztere auch keine Spur von radialer Platten-Ordnung, wie sie bei den Crinoideen und Cystoideen bemerkbar ist. Ich lege auf diesen Unterschied deshalb das grösste Gewicht, weil ich daraus auf die einfache primäre Bildung des Ambulacral-Systems schliesse; dasselbe bestand hier nur aus dem Mundring, dem Stein-Kanal (nebst Hydroporus) und den Kanälen der Mundtentakeln; dagegen fehlten ächte Radial-Gefässe (= Prinzipal-Kanäle) in der Theca noch ganz und ebenso Subvektoren. Im Uebrigen besitzt das Skelet der Brachiolen hier schon denselben Bau, wie an den ächten Kelch-Armen der Cystoideen und Crinoideen. Jeder Mundarm besteht aus einer einfachen (einzeiligen) odes doppelten (zweizeiligen) Reihe von Gliedern, die gelenkig verbunden sind. An der oralen (oder ventralen) Seite derselben verläuft ein Subvektakel oder eine „Ambulacral-Rinne"; diese ist oft mit einer paarigen Reihe von Saum-Plättchen zugedeckt. Von den Gliedern der Brachiolen gingen oft gegliederte Pinnulae aus, die jedoch selten deutlich erhalten sind (z. B. bei *Comarocystis*, Taf. I, Fig. 4). Ueberhaupt ist der Erhaltungs-Zustand der Arme meistens leider sehr unvollkommen.

Die Zahl der Mundarme zeigt innerhalb dieser Familie wichtige Unterschiede, welche mir zur Charakteristik der Genera am meisten geeignet erscheinen. *Arachnocystis* hat drei sehr lange und schlanke Mundarme (länger als die Theca); ihr Skelet besteht aus zwei alternirenden Platten-Reihen, Pinnulae fehlen; sie entspringen dicht nebeneinander aus dem oberen Ende des Mundrohres, dessen Basis von fünf rundlichen Platten umkränzt ist. Ebenso entspringen auch die drei Arme von *Echinosphaera*; hier bleibt aber nur der unpaare (frontale) Arm einfach, die beiden paarigen theilen sich alsbald gabelförmig in zwei Aeste, so dass auch hier fünf schwache Aermchen den Mund umgeben. Bei *Palaeocystis* entspringen die fünf Arme getrennt von den fünf Mundecken, jeder durch eine Oralplatte an der Basis gestützt. Dieser pentaradiale Bau ist der erste Anfang jener fünfarmigen Bildung, welche für die ächten Crinoideen so charakteristisch ist. Bei *Comarocystis* finden sich nur vier Arme, welche schlank und mit Pinnulae besetzt sind; sie entspringen paarweise von den beiden Ecken eines schmalen Mundspaltes; bei dieser Gattung scheint der fünfte (frontale) Arm rückgebildet zu sein. Eine grössere Zahl von fadenförmigen, langen und dünnen Aermchen findet sich in den alten beiden cambrischen Gattungen aus Böhmen, bei *Acanthocystis* (15) und bei *Archaeocystis* (25). Diese letzteren Zahlen sind in sofern von Interesse, als sie später in der Ontogenie der Ambulacren bei vielen Echinodermen eine wichtige Rolle spielen, das Pentadecal-Stadium mit 15, und das Pentapalmar-Stadium mit 25 Tentakeln (vergl. unten die *Pomocystida*, Fig. 6—10, und die *Glyptocystida*, Taf. IV, Fig. 36—38).

System der Palaeocystida.

Subfamilien:	Brachiolen:	Theca:	Genera:
I. Subfamilie: **Trinemacystida** (= *Arachnocystida*) Drei Mundarme, ungetheilt, einfach. Mund dreispaltig.	Drei Mundarme, sehr lang und dünn.	Theca birnförmig, lang gestielt. Mund dreilippig.	1. **Arachnocystis** (*infausta*).
	Drei Mundarme, kurz und stark.	Theca kugelig, ungestielt. Mund dreispaltig.	2. **Trinemacystis** (*triradiata*).
II. Subfamilie: **Citrocystida** (= *Echinosphaerida*) Fünf Mundarme (primär aus dreitheiliger, sekundär aus fünftheiliger Basis entspringend).	Fünf Mundarme (selten vier), aus dreitheiliger Basis entspringend.	Theca kugelig, ungestielt, Mundspalt triradial.	3. **Echinosphaera** (*aurantium*).
	Fünf Mundarme (selten sechs), aus dreitheiligem Mundrohr entspringend.	Theca citronförmig, kurz gestielt. Mund ein cylindrisches Rohr.	4. **Citrocystis** (*citrus*).
	Fünf Mundarme, getrennt aus fünftheiliger Basis entspringend.	Theca birnförmig, gestielt. Mund pentaradial.	5. **Palaeocystis** (*pentolena*).
III. Subfamilie: **Comarocystida** Vier Mundarme (in zwei Paaren).	Vier Mundarme (in zwei lateralen Paaren); der fünfte (frontale) Arm rückgebildet.	Theca ellipsoid, lang gestielt. Mund ein schmaler Längsspalt.	6. **Comarocystis** (*punctata*).
IV. Subfamilie: **Acanthocystida** Zahlreiche Mundarme (10 — 15 — 25 oder mehr, in einen Kranz dicht um den Mund gestellt).	Fünfzehn Mundarme, einen geschlossenen Kranz um den Mund bildend (Pentadekal-Kranz).	Theca rübenförmig, unten in einen kurzen Stiel verdünnt. (Mund kreisrund?)	7. **Acanthocystis** (*briareus*).
	Fünfundzwanzig Mundarme, einen Kranz um den Mund bildend (Pentapalmar-Kranz).	Theca becherförmig, lang gestielt. (Mund kreisrund?)	8. **Archaeocystis** (*medusa*).

23. Genus: **Arachnocystis**, Neumayr, 1889.

Arachnocystites, Neumayr, 8, pag. 408.

Taf. I, Fig. 1, 1a, 1b.

Palaeocystida mit drei langen einfachen Brachiolen, welche dicht beisammen von den Lippen der kleinen dreieckigen Mundöffnung entspringen. Theca birn-

förmig, mit einem langen dünnen Stiel. Panzer-Platten irregulär-polygonal, ohne vortretenden Rippen-Stern.

Species typica: **Arachnocystis infausta,** NEUMAYR, 1889.

Arachnocystites infaustus, NEUMAYR, 8, pag. 408.
Echinosphaerites infaustus, BARRANDE, 12, pag. 155, Pl. 22—25, 39.
Fundort: **Ober-Cambrium** und **Unter-Silur** von Böhmen.

Das Genus *Arachnocystis* gründete NEUMAYR (1889, l. c.) für die ansehnliche Amphorideen-Form, von welcher BARRANDE unter dem Namen *Echinosphaerites infaustus* zahlreiche Exemplare sehr genau beschrieben und abgebildet hat. Charakteristisch sind für diese Gattung die drei langen und schlanken, einfachen, ruthenförmigen Brachiolen, welche aus zwei alternirenden Plättchen-Reihen bestehen und keine Pinnulae tragen. Sie übertreffen den Körper selbst an Länge und entspringen dicht neben einander aus dem abgestutzten Rande des kurzen Mundrohrs. Die Theca ist birnförmig oder eiförmig, am oberen dickeren Ende um den Mund zusammengezogen, am unteren dünneren Ende in den langen biegsamen Stiel übergehend, welcher gegen die aborale Basis verdünnt und mit zwei Reihen, oben verdickt und mit 3—4 Reihen von kleinen alternirenden Plättchen bedeckt ist. Der Kapsel-Panzer ist aus sehr zahlreichen und kleinen, irregulär-polygonalen Platten zusammengesetzt, welche an den Nähten durch Poren-Rauten verbunden sind. Einzelne grössere elliptische Platten wölben sich warzenförmig an wechselnden und unbestimmten Stellen der Kapsel hervor. Sowohl die äussere als die innere Fläche der Panzer-Kapsel ist von einer soliden, porenlosen Deckschicht überzogen, so dass jede Oeffnung der „Porenkanäle" (oder „Nahtbänder") nach innen und aussen ganz ausgeschlossen erscheint. Fünf porenlose grössere Platten von ovaler Gestalt umgeben die Basis des Mundrohrs. Fünf ähnliche, glatte, dreieckige Tafeln setzen die Klappen-Pyramiden des Afters zusammen.

24. Genus: **Trinemacystis,** E. HAECKEL (nov. gen.).

Palaeocystida mit drei kurzen einfachen Brachiolen, welche unmittelbar von den Lippen der dreispaltigen Mundöffnung entspringen. Theca kugelig, ungestielt, Panzer-Platten subregulär-hexagonal, mit vortretendem Rippen-Stern.

Species typica: **Trinemacystis triactis,** E. HAECKEL.

Echinosphaera aurantium, var. *triactis,* J. MÜLLER, 25, pag. 61.
? *Echinosphaerites Gyllenhali,* QUENSTEDT, 28, Tab. 114, Fig. 26—39.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien.

Das Genus *Trinemacystis* stelle ich für diejenigen, bisher zu *Echinosphaera* gerechneten Formen der Palaeocystida auf, deren kugelige Theca unten ungestielt

(oder nur mit einem kurzen Stiel-Ansatz versehen) ist, oben aber drei kurze einfache Arme trägt. Unter dem Genus *Echinosphaera* (oder *Echinosphaerites*) wurden bisher eine ganze Anzahl von kugeligen (oder subglobosen) Palaeocystiden begriffen, die offenbar mehrere Gattungen repräsentieren; das ergiebt sich schon aus einer vergleichenden Prüfung der zahlreichen, höchst sorgfältigen Figuren, welche ANGELIN unter dem Namen *Echinosphaera aurantium* auf seiner Tafel XIV (Fig. 1 bis 21) abgebildet hat, ebenso wie der vielen Abbildungen, welche QUENSTEDT zusammengestellt hat (28, Tab. 114, Fig. 20—44). Auf die Gattung *Echinosphaera* im engeren Sinne (= *Crystallocystis*) beschränke ich diejenigen Formen, deren drei Mundarme sich (alle oder theilweise) gabelig theilen; Typus derselben ist die gewöhnlichste Art: *Echinosphaera aurantium*. Dagegen unterscheide ich als *Trinemacystis* jene älteren Formen, deren drei Brachiolen einfach bleiben, und die sich also zunächst an die vorhergehende *Arachnocystis* anschliessen. In der palaeontologischen Praxis ist diese Unterscheidung allerdings schwierig, weil die Arme nur selten gut erhalten sind; theoretisch ist sie aber sehr wichtig, weil sie den stufenweisen Uebergang aus der *primären* triradialen in die *sekundäre* pentaradiale Form demonstrirt (ähnlich wie unter den Fungocystiden die Genera *Glyptosphaera*, *Protocrinus* und *Fungocystis*). Dieser Umbildungs-Vorgang ist polyphyletisch; er hat sich mehrmals in verschiedenen Gruppen wiederholt.

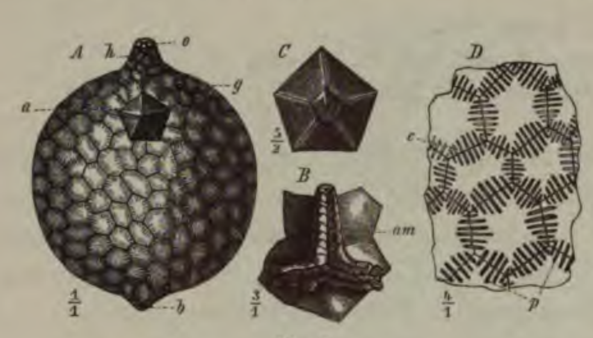


Fig. 5.
Trinemacystis triactis.

A die ganze Theca, von der Anal-Seite. B das Peristom mit den drei Mundarmen, von oben. C die Klappen-Pyramide des Afters. D einige Panzer-Platten mit Poren-Rauten (pag. 22). o Mundöffnung, h Mundrohr, a After, g Gonoporus, b Basis, am eine Subvektiv-Rinne, c Platten-Suturen, p Poren-Rauten.

25. Genus: **Echinosphaera**, WAHLENBERG, 1821.

Echinosphaerites, WAHLENBERG, 1821, Art. Soc. Sc. Upsal. Vol. VIII, pag. 52.
Echinosphaera, ANGELIN, 1878; 13, pag. 28, Tab. XIV.
Crystallocystis, E. HAECKEL (= *Echinosphaera sensu strictissimo!*)

Taf. I, Fig. 3—3 E.

Palaeocystida mit fünf kurzen Brachiolen, welche dicht beisammen aus den Lippen einer dreitheiligen Mundöffnung entspringen, je zwei laterale Aermchen aus gemeinsamer Basis jederseits. Theca kugelig ungestielt. Panzer-Platten subregulär-hexagonal, mit vortretendem Rippen-Stern.

Species typica: **Echinosphaera aurantium**, ANGELIN, 1878.

Echinosphaera aurantium, ANGELIN, 13, pag. 28, Tab. XIV, Fig. 1—21; Tab. XXVIII, Fig. 9.
Echinus aurantium, GYLLENHALL, 1772; Vet. Acad. Stockholm Handl., pag. 239, Taf. VIII, IX.
Echinosphaerites aurantium, VOLBORTH, 1846, 16, pag. 169—183, Taf. IX.
Sphaeronites aurantium, HISINGER, 1828, Anteckningar IV, pag. 195.
Crystallocystis aurantium, E. HAECKEL, Taf. I, Fig. 3—3 E.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien und Russland.

Das Genus *Echinosphaera* ss. restr. (= *Crystallocystis*) ist die bekannteste und verbreitetste Form der Palaeocystiden; grosse Massen dieser kugeligen „Krystall-Aepfel" finden sich in den untersilurischen Vaginaten-Kalken von Skandinavien und Russland vor. Gewöhnlich ist aber nur die Theca, deren Hohlraum von radialen Kalkspath-Krystallen erfüllt ist, gut erhalten. Dagegen sind die Aermchen niemals vollständig und nur selten ihre Basal-Theile konservirt. An den besterhaltenen Exemplaren gehen vom Oral-Pol der vertikalen Axe aus der dreischenkeligen Mundspalte drei starke und kurze Arme ab; sie wurden zuerst von VOLBORTH (16) und genauer von J. MÜLLER beschrieben (25). An einem vorzüglich erhaltenen Exemplare aus Schweden finde ich fünf kurze gegliederte Arm-Reste vor (Taf. I, Fig. 2a); der eine frontale Mundarm, welcher unpaar vom Centrum des dreispaltigen Mundes nach vorn abgeht (dem After entgegengesetzt), bleibt einfach; die beiden anderen, paarigen Arme, welche von den lateralen, nach hinten gerichteten Mundspalten abgehen, theilen sich gabelspaltig. Uebrigens hat schon VOLBORTH diese wichtige Thatsache abgebildet (16, Taf. IX, Fig. 6) und JOHANNES MÜLLER das Verhalten der Platten genau beschrieben (25, pag. 60; Taf. VI, Fig. 2, 3). Die beiden posteralen Brachiolen scheinen stärker zu sein, als die beiden pectoralen. Pinnulae-Ansätze sind an den Gliedern der zweizeiligen Aermchen nicht deutlich zu erkennen, wohl aber zwei Reihen von Saumplättchen, welche die ventrale (oder orale) Ambulacralfurche zudecken; VOLBORTH beschreibt sie genau und bezeichnet sie als „Tentakeln". Derselbe fand unter den sehr zahlreichen (mehr als tausend) genau untersuchten Exemplaren von *Sphaeronites* einzelne, welche nicht die gewöhnliche Dreizahl der Mundarme zeigen, sondern statt deren 4 oder 2. Diese Varietäten sind desshalb interessant, weil sie zu den anderen Gattungen dieser Familie hinüberführen, namentlich zu *Comarocystis*. Während das kurze Mundrohr von *Echinosphaera* gewöhnlich dreiseitig erscheint (Taf. I, Fig. 2a), wird es dagegen vierseitig bei der vierarmigen Varietät (Fig. 2c) und spindelförmig bei der zweiarmigen (2d); die Mundspalte ist bei der letzteren zweilippig, bei der ersteren kreuzförmig. Bisweilen geht die Gabeltheilung der beiden lateralen Brachiolen bis zu ihrer Basis hinab; dann entspringen aus dem Peristom fünf Arme nebeneinander (Taf. I, Fig. 3, 3a); diese Form bildet den Uebergang zu *Palaeocystis*. Die Basis des Mundrohrs ist auch bei der gewöhnlichen dreilippigen Form von fünf basalen Mundplatten umgeben. Die Klappen-Pyramide der excentrischen After-Oeffnung (= „Ovarial-Oeffnung" von BUCH und VOLBORTH) wird meistens von 5 oder 6 dreieckigen Klappen gebildet, seltener von 4, 6 oder 8.

Zwischen beiden Darm-Oeffnungen, jedoch näher dem Munde, und etwas links von der ventralen Mittellinie, liegt der kreisrunde Gonoporus (wahrscheinlich vereinigt mit dem Hydroporus). Die Distanz und die besondere Form der drei Thecal-Aperturen scheint bei *Echinosphaera* vielfach zu variiren, ebenso die Beschaffenheit der polygonalen irregulären Panzerplatten, welche in grosser Zahl und ohne bestimmte Ordnung die Kapsel zusammensetzen. Auch ihre spezielle Struktur, die Verhältnisse der Poren-Rauten, der Tafel-Nähte und Ornamente, erscheinen sehr variabel, wie besonders die schönen Abbildungen von ANGELIN zeigen (13, Tab. XIV). Genauere Untersuchung dieser Verhältnisse (— namentlich auch an Durchschnitten und Schliffen der Tafeln —) dürfte zur Unterscheidung mehrerer Arten führen.

26. Genus: **Citrocystis**, E. HAECKEL, nov. gen.

Echinosphaera et *Echinosphaerites* AUTORUM, partim!

Taf. I, Fig. 2, 2 A.

Palaeocystida mit fünf oder sechs kurzen Brachiolen, welche aus der oberen Mündung eines cylindrischen dreitheiligen Mundrohrs entspringen, je zwei laterale, aus gemeinsamer Basis. Theca citronförmig oder birnförmig, mit kurzem Stiel. Panzer-Platten subregulär-hexagonal, mit vortretendem Rippen-Stern.

Species typica: **Citrocystis citrus**, E. HAECKEL.

Sphaeronites citrus, HISINGER, 1837; Lethaea suecica, pag. 91, Taf. XXV, Fig. 8a.
Echinosphaera citrus, KLOEDEN, 1834, Verstein. der Mark Brandenburg, pag. 234.
Echinosphaera aurantium, partim! ANGELIN, 1878; 13, Tab. XIV, Fig. 4, 5, 5b.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien.

Das Genus *Citrocystis* gründe ich für diejenigen, bisher zu *Echinosphaera* gerechneten Palaeocystiden, bei denen die fünf Mundarme nicht unmittelbar von einer fünfspaltigen Mundöffnung getrennt abgehen, wie bei *Palaeocystis*, sondern von der oberen dreitheiligen Oeffnung eines cylindrischen Mundrohrs, welches sich am Oral-Pol der Kapsel erhebt. Auch liegt der Genital-Porus nicht in der Kapsel-Wand, zwischen Mund und After (wie bei *Echinosphaera*), sondern in der Wand des Oral-Tubus (= *Collum*), wie es ANGELIN sehr naturgetreu abgebildet hat (13, Tab. XIV, Fig. 4). Aus dem oberen Rande dieses Mundrohrs erheben sich drei gegliederte Brachiolen, von denen der unpaare frontale (dem After gegenüber) einfach bleibt, während die beiden paarigen lateralen sich gabelförmig in je zwei Aermchen theilen (Taf. I, Fig. 2). Bisweilen scheint sich auch der Frontal-Arm zu gabeln, so dass sechs Mundarme entstehen (ANGELIN, 13, Tab. XIV, Fig. 5, 5b). Die Theca von *Citrocystis* ist nicht kugelig und unten abgerundet, wie bei *Echinosphaera* s. restr. (= *Crystallocystis*), sondern citronförmig, unten in einen kurzen Stiel ausgezogen.

27. Genus: **Palaeocystis**, BILLINGS, 1858.

Palaeocystites, BILLINGS, 15, pag. 68.

Taf. I, Fig. 5, 5 A, 5 B.

Palaeocystida mit fünf schlanken, gleichmässig entwickelten Brachiolen, welche getrennt von den fünf Ecken des Mundes entspringen. Theca birnförmig, mit kurzem Stiel. Panzer-Platten subregulär-hexagonal, mit vorspringendem Rippen-Stern.

Species typica: **Palaeocystis pentolena**, E. HAECKEL, nov. spec.

Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika (Canada).

Das Genus *Palaeocystis* gründete BILLINGS für mehrere nordamerikanische Echinodermen, von denen HALL Panzer-Fragmente unter dem Namen *Actinocrinus tenuiradiatus* beschrieben hatte. Die hexagonalen Tafeln derselben zeichnen sich vor denen anderer Cystoideen und Amphorideen dadurch aus, dass die Nahtbänder (Porenkanäle der Porenrauten) beinahe bis zur Mitte der Platten reichen und sich auch im speziellen Verhalten etwas unterscheiden. Ich kann diesem Unterschiede keine Bedeutung beimessen (vergl. pag. 23). Dagegen finde ich bei einem Fragmente der oberen Thecal-Hälfte, dessen hexagonale Platten eine ähnliche Struktur zeigen, das Peristom so genügend erhalten, dass ich daraus auf die Anwesenheit von fünf gegliederten Mundarmen schliessen kann, die getrennt aus der oberen Oeffnung des kurzen Mundrohres entspringen. Das betreffende Bruchstück (aus dem Unter-Silur von Nord-Amerika) zeigt eine ähnliche Mundbildung, wie sie BARRANDE von *Arachnocystis* abgebildet hat (12, Pl. 23, Fig. 17, 18); während aber hier nur drei Arme von der oberen Mündung der Proboscis abgehen, spaltet sich dieselbe dort deutlich in fünf Arme von gleicher Stärke; leider ist nur die Basis derselben, mit einigen undeutlichen Gliedern erhalten. Natürlich lässt sich nicht bestimmen, ob dieses Fragment wirklich derselben Gattung angehörte, wie die drei von BILLINGS beschriebenen Arten, an denen die Thecal-Oeffnungen und Arme fehlten (*Palaeocystis tenuiradiata*, *Palaeocystis Dawsoni* und *Palaeocystis Chapmani*). Da jedoch die Platten-Struktur sehr ähnlich ist wie bei *Palaeocystis tenuiradiata* (15. pag. 69, Fig. 1—3), beziehe ich die neue Species auf dasselbe Genus und nenne sie *Palaeocystis pentolena*. Die Bildung von fünf einfachen Brachiolen, welche getrennt aus dem Mundrohre entspringen, erscheint mir von hoher Bedeutung. Uebrigens geht auch bei der gewöhnlichen *Crystallocystis aurantium* die Gabeltheilung der beiden lateralen Arme bisweilen bis dicht an den Mund heran, so dass nicht drei, sondern fünf Arme direkt vom Peristom zu entspringen scheinen (Taf. I, Fig. 3, 3 A) Zur Gattung *Palaeocystis* gehört vielleicht auch die kleine fünfarmige Amphoridee, welche HALL als *Crinocystis chrysalis* beschrieben hat (24, Report 20, 1868, pag. 318, Pl. 12a, Fig. 10, 11) = *Crinocystites chrysalis*.

28. Genus: **Comarocystis**, BILLINGS, 1856.

Comarocystites, BILLINGS, 15, pag. 61, Pl. V.
Taf. I, Fig. 4 – 4 C.

Palaeocystida mit vier langen, gefiederten Brachiolen, welche paarweise von den beiden Ecken einer schmalen Mundspalte entspringen. Theca birnförmig oder ellipsoid, scharf abgesetzt von dem dünnen, cylindrischen Stiel. Panzer-Platten subregulär-hexagonal, ohne Rippen-Stern.

Species typica: **Comarocystis punctata**, BILLINGS.

Comarocystites punctatus, BILLINGS, 15, pag. 61, Pl. V.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika (Canada).

Das Genus *Comarocystis* ist bisher nur durch die Darstellung bekannt, welche BILLINGS von einer unter-silurischen Art aus Nord-Amerika gegeben hat. Danach unterscheidet sich dasselbe von den verwandten Palaeocystiden besonders durch eine eigenthümliche Waben-Struktur des Panzers, dessen regelmässige hexagonale Platten eine grubenförmige Vertiefung zeigen; die Nahtbänder bilden keine Rauten-Figuren, sondern Trapeze. Wichtiger als dieser Unterschied in der Tafel-Struktur scheint mir die Thatsache zu sein, dass *Comarocystis* nur vier Brachiolen besitzt, welche paarweise von den beiden Ecken einer langen, schmalen Mundspalte ausgehen. Die beiden posteralen werden von BILLINGS (— welcher irrthümlich den After für den Mund hält —) als „vordere" bezeichnet, die beiden pectoralen als „hintere". Das fünfte (frontale) Aermchen scheint ganz verschwunden zu sein; man kann durch Rückbildung desselben, und durch Auseinanderrücken der beiden Arm-Paare *Comarocystis* von *Palaeocystis* ableiten. Die Brachiolen scheinen lang und dünn zu sein, wie bei *Arachnocystis* (— länger als die Theca —); sie bestehen aber nur aus einer Reihe von Gliedern, welche cylindrisch, 4 mm lang sind und je eine (oder zwei?) fadenförmige, gegliederte Pinnula tragen. Der cylindrische Stiel (4 mm dick) ist aus einer Reihe von dünnen Platten zusammengesetzt und scharf abgesetzt von der eiförmigen oder ellipsoiden (40 mm langen) Kapsel. Der Stiel scheint lang zu sein und zeigte an einem Exemplar bei 80 mm Länge noch keine basale Verdünnung. Zwischen der longitudinalen Mundspalte und dem ventralen After (welchen eine Klappen-Pyramide deckte) scheint ein kleiner Gonoporus zu liegen.

29. Genus: **Acanthocystis**, BARRANDE, 1887.

Acanthocystites, BARRANDE, 12, pag. 180, Pl. 2, Fig. 13—15.
Taf. I, Fig. 6—6 B.

Palaeocystida mit 15 langen und dünnen, einseitig gezähnten Brachiolen, welche einen Kranz um den Mund bilden. Theca rübenförmig oder länglich birn-

förmig (gestielt?). Panzer-Platten subregulär-hexagonal, mit marginalen Stern-Rippen, ohne Poren-Rauten.

Acanthocystis briareus, BARRANDE, 1887.

Acanthocystites briareus, BARRANDE, 12, pag. 181, Pl. 2, Fig. 13—15, 31, 32.
Fundort: **Mittel-Cambrium** von Böhmen (C); Ginetz.

Das Genus *Acanthocystis* gehört zu den ältesten Amphorideen, aus dem Mittel-Cambrium, und zeichnet sich durch den Kranz von 15 dünnen und langen Aermchen aus, welche um den Mund herum dicht neben einander sitzen; sie scheinen länger als der Kelch zu sein und sind an einer Seite fein gezähnelt (einzeilig gegliedert?). Von der rübenförmigen Kapsel fehlt der untere Theil. Die kleinen Tafeln des Panzers sind ziemlich regelmässig hexagonal, in der Mitte mit einer runden Vertiefung (— wie bei *Comarocystis?* —); von deren Umkreise gehen 20—30 starke radiale Rippen nach dem Rande der Tafel. Eigentliche „Poren-Rauten" fehlen.

30. Genus: **Archaeocystis**, BARRANDE, 1887.

Archaeocystites, BARRANDE, 12, pag. 94, Pl. 2, Fig. 4—6.
Taf. I, Fig. 7—7B.

Palaeocystida mit 20—25 langen und dünnen Brachiolen, welche einen Kranz um den Mund bilden. Theca becherförmig, mit einem dünnen, gegliederten Stiel. Panzer-Platten sehr klein und zahlreich, irregulär-polygonal.

Species typica: **Archaeocystis medusa**, BARRANDE, 1887.

Archaeocystites medusa, BARRANDE, 12, pag. 95, Pl. 2, Fig. 4—6.
Fundort: **Mittel-Cambrium** von Böhmen (C), Wosek.

Das Genus *Archaeocystis* wurde von BARRANDE für ein einzelnes, unvollständig erhaltenes Exemplar gegründet, welches er in einem cambrischen Kieselknollen eingeschlossen fand. Die becherförmige Kapsel scheint mit sehr kleinen und zahlreichen, irregulär-vieleckigen Plättchen dicht gepflastert zu sein. Sie ist unten scharf abgesetzt von dem dünnen, cylindrischen Stiel, dessen kurze, scheibenförmige Glieder einen Kranz von feinen, horizontal abstehenden Borsten zu tragen scheinen. Die 20 bis 25 dünnen Arme, welche oben um dem Mund herum einen Kranz bilden, sind gegliedert und scheinen am inneren (oralen) Rande ebenfalls feine Borsten zu tragen. Der Körperbau dieser eigenthümlichen Gattung ist zu unvollkommen bekannt, um sie sicher in der Familie der *Palaeocystida* einreihen zu können. In meiner vorläufigen Mittheilung (1895, pag. 4) hatte ich die hypothetische Stammfamilie der Amphorideen als *Archaeocystida* bezeichnet.

Zweite Klasse der Echinodermen:

Cystoidea, LEOPOLD BUCH, 1845.

Cystidea, **LEOPOLD BUCH, 1845; „Ueber Cystideen eingeleitet durch die Entwickelung der Eigenthümlichkeiten von Caryocrinus ornatus". Abhandl. Berlin. Akad.**
Cystoidea, **AUTORUM, partim!**

Echinodermen mit bilateral-radialer Grundform des Körpers, mit einem radialen Anthodium, welches aus mehreren (2—5 oder mehr) Ambulacren zusammengesetzt ist. Theca monaxon oder radial, am Aboral-Pol der Hauptaxe selten frei, meistens direkt aufsitzend oder durch einen Stiel befestigt. Tegument selten mit einem beweglichen Schuppen-Panzer, meistens mit einem starren Platten-Panzer, welcher aus sehr zahlreichen polygonalen Täfelchen irregulär zusammengesetzt ist; häufig sind letztere theilweise zu grösseren Tafeln verschmolzen. Mundöffnung stets central, am Oral-Pol der Hauptaxe, selten eine Querspalte, oft kreisrund, meistens radial-gespalten, mit 3—5 Lippen. After stets excentrisch, auf der Ventral-Seite, mit Klappen-Pyramide. Zwischen Mund und After meistens ein Gonoporus („dritte Oeffnung"), selten noch ein Hydroporus („vierte Oeffnung"). Skeletale Gliedmaassen sind meistens in Form von Pinnuletten entwickelt, seltener als ein Peristom-Kranz von radialen Brachiolen, oder als ein Gürtel von Thecal-Brachien.

Die Klasse der Cystoideen (— nach Ausschluss der *Amphorideen!* —) enthält eine grosse Anzahl von palaeozoischen Echinodermen, welche theils durch die primitive Einfachheit ihrer Organisation, theils durch ihre eigenthümliche Differenzirung sich von den übrigen Klassen des Stammes unterscheiden. Einerseits sind sie durch Uebergangs-Formen (unten) mit ihren *Amphorideen*-Ahnen verknüpft, anderseits (oben) mit den höher entwickelten Klassen der *Pentorchonien.* Einige Gattungen der Cystoideen finden sich versteinert schon im Cambrium neben ihren Cystoideen-Ahnen; die grosse Mehrzahl aber findet sich im Silur, besonders im Unter-Silur. Viel geringer ist die Zahl der Arten im Devon, und im Carbon kommen nur noch vereinzelte Ueberreste vor. In der permischen Periode scheint die Klasse bereits ganz ausgestorben zu sein.

Grenzen der Cystoideen-Klasse. Die unvollkommene Kenntniss, welche wir von der Organisation des Weichkörpers in dieser formenreichen, aber nur fossil bekannten Klasse besitzen, gestattet uns, ihre Grenzen gegen die verwandten Klassen des Echinodermen-Stammes nur theilweise und unsicher abzustecken. Leichter ist diese Abgrenzung nach unten hin, gegen ihre *Amphorideen*-Ahnen. Zwar bilden unter den letzteren die *Palaeocystiden* einen unmittelbaren Uebergang zu den Cystoideen; aber von diesen, wie von allen anderen Amphorideen unterscheiden sich die Cystoideen bestimmt und klar durch die Ausbildung des Anthodium. Der erste Beginn und die stufenweise Ausbildung dieser „*Ambulacral-Rosette*", wie sie uns in den beiden Familien der *Pomocystiden* und *Fungocystiden* entgegentritt, beweist einerseits deren Abstammung von jenen Amphorideen, andererseits die Richtigkeit der Hypothese, welche in der Cystoideen-Klasse die Stamm-Gruppe aller übrigen Echinodermen erblickt. Diese alle sind *Anthodiaten*; sie alle besitzen *perradiale Prinzipal-Kanäle*, welche vom Hydrocircus aus centrifugal in das Tegument der Theca hinein wandern und an deren ventraler Oberfläche, zusammen mit den darüber gelegenen *Subvektoren* (oder flimmernden „Zufuhr-Rinnen des Tegumentes") die ächten Ambulacra bilden. Den *Amphorideen* fehlen diese „Ambulacral-Felder" noch ganz.

Schwieriger ist die Abgrenzung der Cystoideen nach oben hin, gegen die übrigen Klassen der *Anthodiaten*; denn hier entwickeln sich mehrfach interessante Connectiv-Formen, welche unmittelbar von verschiedenen Zweigen der Cystoideen-Klasse zu den einzelnen Pentorchonien-Klassen hinüberführen. Die *Agelacystiden* erscheinen nahe verwandt den Stammformen der Pygocincten (*Echinideen*, *Ophiureen*, *Asterideen*), — die *Anthocystiden* (Cystoblastus) denjenigen der Blastoideen, die *Glyptocystiden* denjenigen der Crinoideen; die *Ascocystiden* stehen sehr nahe den Stammformen der Holothurien (falls sie nicht selbst dazu gehören). Wie weit es jetzt schon möglich ist, diese höheren Echinodermen-Klassen scharf zu definiren und von der gemeinsamen Stammgruppe der Cystoideen abzugrenzen, habe ich im zweiten Theile meiner „Systematischen Phylogenie" zu zeigen versucht.

Klassifikation der Cystoideen.

Als der geistreiche Geologe und Palaeontologe LEOPOLD BUCH vor 50 Jahren die Klasse der Cystoideen begründete, unterschied er sie als „armlose Crinoideen" von den armtragenden ächten Crinoideen; er beschrieb damals sieben verschiedene Arten als Typen von fünf Gattungen. Seitdem hat sich die Zahl der beschriebenen Genera um mehr als das zehnfache erhöht (30 *Amphorideen* und 45 *Cystoideen*). Die sieben Cystoideen-Arten von BUCH (Lit. No. 11) gehören zu folgenden Familien:

1. *Sphaeronites aurantium*, 11, pag. 14, Tab. I, Fig. 21, 22. — Palaeocystida.
2. *Sphaeronites pomum*, 11, pag. 16. — Pomocystida.
3. *Caryocystites granatum*, 11, pag. 17, Tab. I, Fig. 8—10. — Orocystida.
4. *Caryocystites testudinarius*, 11, pag. 19, Tab. I, Fig. 20. — Orocystida.

5. *Hemicosmites pyriformis*, 11, pag. 20, Tab. I, Fig. 11, 12. — Hexalacystida.
6. *Sycocystites angulosus*, 11, pag. 21, Tab. I, Fig. 15—19. — Sycocystida.
7. *Cryptocrinites cerasus*, 11, pag. 25, Tab. I, Fig. 13, 14. — Sycocystida.

Johannes Müller, 1854, (25, pag. 58—66) beschrieb zuerst genauer die Struktur-Verhältnisse der Kelchtafeln und ihrer Poren; er unterschied danach drei Gruppen von Cystoideen: I. Rhomboporita (Rhombifera), mit Poren-Rauten, II. Diploporita, mit Doppel-Poren, III. Aporita, ohne Poren der Kelch-Tafeln. Diese Eintheilung wurde von den meisten folgenden Autoren beibehalten, so auch von Zittel (1876) in seinem Handbuch der Palaeontologie, in welchem die bis dahin bekannten Genera sorgfältig zusammengestellt und charakterisirt sind (29, pag. 405); hier sind bereits 40 verschiedene Genera aufgeführt; jedoch befinden sich darunter 10 ungenügend bekannte.

Die Zahl dieser 30 Genera schien verdoppelt zu werden, als 1887 W. Waagen den VII. Band des grossen Werkes veröffentlichte, welches Joachim Barrande (12) über „Le Système Silurien du Centre de la Bohême" geschrieben hatte (vergl. Anhang I). Auf den 39 Tafeln dieses kostbaren Werkes, welches erst vier Jahre nach dem Tode des Autors erschien, sind 30 Genera und sehr zahlreiche Species abgebildet; doch sind unter den Gattungen 10 nur unvollkommen bekannt, so dass ihre Zahl auf 20 reduzirt wird. Da Barrande den Organismus der Echinodermen nur sehr unvollkommen kannte, verzichtete er auf eine Klassifikation seiner Cystideen und ordnete dieselben nach dem Alter in drei Gruppen; in jeder derselben werden die Genera in alphabetischer Reihenfolge beschrieben.

Das inhaltreiche Werk von Barrande, mit mehr als 300 Quartseiten Text, ist unter allen bisher erschienenen Werken über *Cystoideen* nicht allein das umfangreichste, sondern auch das werthvollste durch die grosse Zahl von zuverlässigen Beobachtungen und höchst sorgfältigen Abbildungen. Allein der Text steht mit den letzteren oft in auffälligem Widerspruch und darf nur mit grosser Vorsicht und Kritik benutzt werden. Seine grossen Mängel werden durch die besonderen Umstände entschuldigt, unter welchen der ausgezeichnete Verfasser zur Abfassung des Textes schritt; dieselbe wurde im 84. Lebensjahre durch den Tod unterbrochen, nachdem Barrande mit unermüdlichem Eifer und Fleiss 40 Jahre lang die kostbaren fossilen Schätze der cambrischen und silurischen Schichten von Central-Böhmen gesammelt hatte. Während dieses langen Zeitraums wechselten natürlich die Anschauungen des Verfassers vielfach; ältere Beobachtungen wurden mit neueren oft in nicht glücklicher Weise kombinirt; viele Notizen gingen auch wohl verloren. Vor Allem aber ist zu berücksichtigen, dass Barrande in erster Linie Sammler und Beobachter war, dass er aber von der Organisation der Echinodermen nur eine sehr unvollkommene Vorstellung besass; die neueren Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Ontogenie dieses merkwürdigen Thier-Stammes blieben ihm ganz fremd. Nur so lässt es sich erklären, dass er das innere Dermal-Skelet der Cystoideen als eine äussere Schale (ähnlich einer Mollusken-Schale) betrachtet, mit welcher der lebendige „eigentliche Thierkörper" nur locker zusammenhing. Die bedeutungsvollen Oeffnungen

der Theca werden öfter im Texte nicht erwähnt, während die naturgetreuen Abbildungen sie deutlich zeigen. Die eigenthümlichen „Hydrophora palmata“ (— subtegminale Anthodien —), welche offenbar *Glyptocystiden* angehören, werden irrthümlich drei Gattungen von *Aristocystiden* zugeschrieben, obwohl die Beschaffenheit ihrer Theca deren Besitz ausschliesst. Bei *Ascocystis* wird der prismatische Körper als sechskantig beschrieben und (auf falsch konstruirten Querschnitten) abgebildet, obgleich aus den vortrefflichen Abbildungen zweifellos hervorgeht, dass er fünfkantig war. Bei *Mitrocystis* beschreibt BARRANDE die verschiedene Platten-Täfelung der dorsalen und ventralen Theca-Hälfte als eine „*bizarrerie inexplicable*“ und erklärt sie dadurch, dass der Rückenpanzer die „äussere Schale“, der Bauchpanzer dagegen „der Körper des Thieres selbst“ sei (12, pag. 165). Trotz dieser und vieler anderer seltsamer Irrthümer bleibt das Werk von BARRANDE eine höchst werthvolle Fundgrube von wichtigen Beobachtungen; nur müssen sie mit scharfer Kritik, eingehender Aufmerksamkeit und grosser Vorsicht benutzt werden.

MELCHIOR NEUMAYR (1889) widmete in dem ersten Bande seiner „Stämme des Thierreiches“ den Cystoideen zum ersten Male eine eingehende phylogenetische Betrachtung (8, pag. 400—414). Er führte den Nachweis, dass die bisher gültige Eintheilung der Cystoideen auf Grund der Poren-Bildung in den Panzertafeln ganz unnatürlich und unhaltbar und die Deutung der Poren selbst grossentheils irrthümlich sei (8, pag. 412). Mit Recht wies er darauf hin, dass viel wichtiger die Bildung der „ambulacralen Organe der Cystoideen sei, welche hier einen höheren Grad von Mannigfaltigkeit und Veränderlichkeit zeigen, als in irgend einer anderen Abtheilung der Echinodermen“ (8, pag. 410). Darauf hin versuchte er, „wenigstens einige gute natürliche Gruppen zu unterscheiden“, nämlich 1. Sphaeronitida (mit drei Subfamilien: A. Sphaeronitina, B. Aristocystina, C. Mesitina). 2. Echinosphaeritida und 3. Pleurocystida (= Anomocystida, WOODWARD, 1880, 26). NEUMAYR betrachtet die *Cystoideen* als die gemeinsame Stammgruppe der Echinodermen, welche durch verbindende Uebergangs-Formen mit den anderen Klassen des Stammes zusammenhänge. Diese Auffassung wurde dann in bestimmterer Form zur Klassifikation benutzt von STEINMANN und DÖDERLEIN (1890) in ihren „Elementen der Palaeontologie“ (9, pag. 176—185); sie unterscheiden vier Familien der Cystoideen. Von diesen stellen die Eucystidea (I) die typische Hauptgruppe der Klasse dar (*Glyptosphaera*, *Echinosphaera*, *Lepadocrinus*); die Cystechinoidea (II) führen von diesen zu den Echinideen hinüber (*Mesites*, *Cystocidaris*); die Cystasteroidea (III) schlagen die Brücke zu den Asterideen und Ophiureen (*Agelacrinus*); die Cystocrinoidea endlich (IV) bilden den Anschluss an die ächten Crinoideen (*Sycocystis*, *Caryocrinus*, *Porocrinus*).

FELIX BERNARD (1895) unterscheidet in seinen *Eléments de Paléontologie* folgende sechs Familien der Cystoideen: 1. *Aristocystida*, 2. *Echinosphaeritida*, 3. *Glyptosphaeritida*, 4. *Caryocrinida*, 5. *Callocystida*, 6. *Pleurocystida*, (30 pag. 203). ZITTEL kombinirt neuerdings in seinen „Grundzügen der Palaeontologie“ (1895) diese Eintheilung mit der von NEUMAYR versuchten; er unterscheidet acht Familien (nach

Ausschluss der *Camarocystida*, welche Wurzel-Knollen von ächten Crinoideen sind; vergl. Anhang II: *Lobolithes*). 1. Aristocystida (N.), 2. Sphaeronitida (N.), 3. Echinosphaeritida (N.), 4 Cryptocrinida (Z.), 5. Caryocrinida (B.), 6. Anomalocystida (W.), 7. Callocystida (B.), 8. Agelacrinida (H.).

OTTO JAEKEL (1895) hebt in seinem Vortrage über „Die Organisation der Cystoideen" besonders hervor, dass diese Echinodermen „keine einheitliche Abtheilung darstellen, sondern in zwei sehr verschiedene Formenkreise zerfallen" (49, pag. 109). Er stellt die Thecoidea (unsere *Agelacystida*) als besondere Klasse den ächten Cystoidea gegenüber; „der charakteristische Unterschied der Cystoideen gegenüber den *Thecoideen* besteht darin, dass ihr Kelch-Skelet eine geschlossene Kapsel bildet, welche dem Ambulacral-Organ nur in dem oben gelegenen Mund eine Austrittsöffnung freilässt" (49, pag. 111). Die weitere Unterscheidung von Gruppen unter den Cystoideen versucht JAEKEL hauptsächlich auf Grund der Unterschiede, welche das von ihm so genannte „Hydrophoren-System" zeigt, d. h. „diejenigen Einrichtungen, welche dem Ambulacral-System seinen Inhalt zuführen" (vergl. hierüber pag. 6). Während ich die *Agelacystiden* für jüngere, relativ hoch organisirte und regulär differenzirte Cystoideen halte, sagt JAEKEL von ihnen: „Die *Thecoidea* stehen ihrer gesammten Organisation nach unzweifelhaft am Ausgangspunkt der *Pelmatozoa*; alle diese müssen das Entwickelungs Stadium jener durchlaufen haben. Denn einfacher organisirte Pelmatozoen als diese kann es kaum gegeben haben" (49, pag. 110).

Die neue Klassifikation der Cystoideen, welche ich selbst 1895 in meiner vorläufigen Mittheilung über „Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen" vorgeschlagen habe und welche in der vorliegenden Abhandlung weiter ausgeführt ist, geht von wesentlich anderen Gesichtspunkten aus, als diejenigen meiner Vorgänger. Während diese letzteren, als Palaeontologen, sich vorzugsweise an die Zusammensetzung der Panzerkapsel und die Struktur ihrer Tafeln hielten, steht für mich im Vordergrunde die Differenzirung des Ambulacral-Systems und die innige erbliche Beziehung, welche dieselbe vermöge des biogenetischen Grundgesetzes zu den bekannten Erscheinungen in der Ontogenie der Echinodermen besitzt. Darauf gestützt, trenne ich zunächst die Klasse der Amphorideen, (als ältesten Echinodermen, ohne Anthodium!) ganz von den ächten *Cystoideen*; diese letzteren sind, gleich allen übrigen *Echinodermen*, Anthodiaten, mit einer „Ambulacral-Rosette" versehen. Unter diesen „ächten Cystoideen" unterscheide ich sechs Familien, welche sich auf zwei Subklassen oder Ordnungen vertheilen: I. Mikroplacta oder *Eucystidea* (mit den vier Familien der 1. *Pomocystida*, 2. *Fungocystida*, 3. *Agelacystida* und 4. *Ascocystida*; Theca irregulär zusammengesetzt aus sehr zahlreichen kleinen Täfelchen) und II. Megaplacta oder *Parcystidea* (mit den beiden Familien der 5. *Callocystida* und 6. *Glyptocystida*; Theca subregulär zusammengesetzt aus einer geringen Zahl von grossen Tafeln (13—20, meistens 18 oder 19).

System der Cystoidea.

Ordines:	Familiae:	Subfamiliae:	Genera:
I. Ordnung: **Microplacta** (= *Eucystidea.*) Theca mit irregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus zahlreichen kleinen, polygonalen Täfelchen (meistens 40—80, oft mehreren Hunderten).	I. **Pomocystida.** Theca monaxon. Anthodium regulär-pentaradial. 5 Ambulacren sehr kurz, mit wenigen Aesten.	Ia. **Sphaeronitida.** Theca mit 5—20 Brachiolen. Anthodium scharf demarkirt.	1. *Pomonites.* 2. *Sphaeronites.* 3. *Pomocystis.* 4. *Pomosphaera.*
		Ib. **Proteocystida.** Theca mit 25 oder mehr Brachiolen. Anthodium nicht demarkirt.	5. *Eucystis.* 6. *Proteocystis.*
	II. **Fungocystida.** Theca monaxon. Anthodium irregulär. 2 bis 5 Ambulacren lang, meist uniserial.	IIa. **Glyptosphaerida.** Theca mit 3 oder 5 fadenförmigen Ambulacren.	7. *Glyptosphaera.* 8. *Protocrinus.* 9. *Fungocystis.*
		IIb. **Malocystida.** Theca mit 2, 4, 6—9 kettenförmigen Ambulacren.	10. *Malocystis.* 11. *Amygdalocystis.*
	III. **Agelacystida.** Theca pentaradial. Anthodium regulär. 5 Ambulacren ausgedehnt, dicht gefiedert.	IIIa. **Hemicystida.** Theca mit beweglichem Schuppen-Panzer.	12. *Hemicystis.* 13. *Agelacystis.* 14. *Lepidodiscus.* 15. *Agelacystis.*
		IIIb. **Asterocystida.** Theca mit starrem Platten-Panzer.	16. *Cyothocystis.* 17. *Gomphocystis.* 18. *Asterocystis.* 19. *Asteroblastus.* 20. *Edriocystis.* 21. *Mesites.*
	IV. **Ascocystida.** Theca pentaradial, Anthodium komplet. 5 Prinzipal-Kanäle lang. Ein Kranz von Mundarmen.	IV. **Ascocystida.** Theca fünfseitig, prismatisch, mit horizontaler Hauptaxe.	22. *Psolocystis.* ⊙ 23. *Thuriocystis.* ⊙ 24. *Ascocystis.*
II. Ordnung: **Megaplacta** (= *Parcystidea.*) Theca mit subregulärem Platten-Panzer, zusammengesetzt aus einer geringen Zahl von grossen polygonalen Tafeln (13—20, meistens 18 oder 19).	V. **Callocystida.** Theca ohne Armgürtel und ohne freie Arme; mit 2 bis 5 langen, offenen, oft verästelten Ambulacren.	Va. **Anthocystida.** Theca eine 5seitige Pyramide, mit 5 Ambulacren.	25. *Cystoblastus.* 26. *Callocystis.* 27. *Anthocystis.*
		Vb. **Apiocystida.** Theca eine 4seitige Pyramide, mit 4 Ambulacren.	28. *Apiocystis.* 29. *Sphaerocystis.* 30. *Staurocystis.* 31. *Lepadocrinus.*
		Vc. **Pseudocrinida.** Theca eine 2seitige Linse mit 2 Ambulacren.	32. *Pseudocrinus.*
	VI. **Glyptocystida.** Theca mit einem Gürtel von freien Armen, welcher den dorsalen Kelch von der ventralen Kelchdecke trennt. 3—5 kurze, verdeckte oder subtegminale Ambulacren.	VIa. **Hexalacystida.** Theca mit triradialer Grundform; 3 oder 3 mal x Ambulacren.	33. *Hemicosmites.* 34. *Hexalacystis.* 35. *Enneacystis.* 36. *Caryocrinus.*
		VIb. **Sycocystida.** Theca mit pentaradialer Grundform; 5 oder 5 mal x Ambulacren.	37. *Sycocystis.* 38. *Echinocystis.* 39. *Cryptocrinus.* 40. *Hypocrinus.* 41. *Lichenocystis.* 42. *Mimocystis.* 43. *Homocystis.* 44. *Glyptocystis.* 45. *Palmacystis.*

Theca der Cystoideen.

Die Theca oder „Kapsel" der *Cystoideen* schliesst sich in den meisten und wichtigsten Beziehungen an die Verhältnisse ihrer Amphorideen-Ahnen an; nur zeigt sie bei den ersteren eine weit mannigfaltigere und reichere Formen-Entwickelung als bei den letzteren. Der wichtigste Unterschied in der Theca-Bildung beider Klassen besteht darin, dass alle *Cystoideen* am Oral-Pol der Panzer-Kapsel ein radiales Anthodium besitzen, welches allen *Amphorideen* völlig fehlt. Man kann bei den Cystoideen desshalb auch den Oral-Theil der Theca, soweit die Ambulacren des Anthodium reichen, als Kelchdecke bezeichnen (*Epitheca, Epicalyx* oder „Ventral-Kapsel"), den aboralen Theil als eigentlichen Kelch (*Hypotheca, Calyx* oder „Dorsal-Kapsel"). Indessen sind diese beiden Hauptbezirke der Kapsel nur bei zwei Familien mehr oder weniger scharf abgegrenzt, bei den *Agelacystida* und *Glyptocystida*; bei den übrigen Familien ist gewöhnlich der ambulacrale (ventrale) Theil der Theca vom antambularen (dorsalen) Theile nicht scharf geschieden. Behufs eingehender Vergleichung der Theca-Formation bei den *Cystoideen* und *Amphorideen* wird es zweckmässig sein, hier wie dort nach einander zu betrachten: 1. Die reale Gesammtform der Theca, 2. die ideale Grundform, 3. das Anthodium und die Radial-Struktur, 4. die aborale Stielbildung, 5. die Thecal-Ostien, 6. die Zusammensetzung des Panzers, 7. die Brachiolen.

1. Die reale Gesammtform der Theca ist bei den meisten *Cystoideen* ähnlich wie bei den *Amphorideen*, bei der Mehrzahl „birnförmig, eiförmig oder fast kugelig", so namentlich in den Familien der *Pomocystida* und *Fungocystida*, bei den *Callocystida* und *Glyptocystida*. Dagegen ist bei den meisten *Agelacystida* die vertikale Hauptaxe verkürzt, so dass die Kapsel niedergedrückt, halbkugelig oder scheibenförmig erscheint. Umgekehrt ist die Hauptaxe bei den *Ascocystida* verlängert und beim erwachsenen, freibeweglichen Thiere wohl aus der vertikalen in die horizontale Lage übergegangen, wie bei den Holothurien; die dehnbare Theca nimmt hier eine langgestreckte, cylindrische oder fünfseitig-prismatische Form an. Aehnlich ist sie auch bei den drei böhmischen Glyptocystiden-Gattungen: *Lichenocystis*, *Mimocystis* und *Homocystis*. In einigen Cystoideen prägt sich die bilateral-asymmetrische Form der lateral-komprimirten Kapsel stärker aus, so bei *Sycocystis* und *Glyptocystis;* in der stark komprimirten, höchst abweichenden Callocystide *Pseudocrinus* nimmt sie sogar die seltene Form einer biconvexen Linse an, die senkrecht auf dem Rande steht; ähnlich bei der mandelförmigen, ebenfalls „zweistrahligen" *Amygdalocystis*. Wenn hingegen das pentaradiale Anthodium stärker hervortritt, wird mehr der Charakter der fünfseitigen Pyramide ausgeprägt.

2. Die ideale Grundform der Theca ist bei den *Cystoideen* wesentlich verschieden von derjenigen ihrer *Amphorideen*-Ahnen. Zu der ursprünglichen bilateral-symmetrischen Grundform, welche sie von den letzteren durch Vererbung erhalten haben, tritt hier als eine wichtige neue Erwerbung die Radial-Struktur, bedingt durch die Entstehung des radialen Anthodiums. Indem nun diese neue, durch

Anpassung an festsitzende Lebensweise entstandene Grundform mit jener älteren erblichen „Zweiseitigkeit" kombinirt und auf alle übrigen Echinodermen durch Vererbung übertragen wird, entsteht jene eigenthümliche *Kombination von bilateraler „Asymmetrie" und radialer „Regularität"*, welche wir mit einem Worte als Amphipleurie bezeichnet haben (3, Buch IV, pag. 500). Diese bilateral-radiale (— meistens pentaradiale —) Grundform ist für alle Anthodiaten charakteristisch, d. h. für alle Echinodermen mit einziger Ausnahme der *Amphorideen*. Die prinzipiell bedeutende, promorphotische Kluft, welche diese beiden Hauptgruppen des Echinodermen-Stammes trennt, wird sofort deutlich, wenn man die maassgebenden Axen der Grundform und ihre Pole betrachtet. Die drei Euthynen oder *idealen Richtaxen* bleiben bei allen *Cystoideen* dieselben, welche wir vorher bei ihren *Amphorideen*-Ahnen unterschieden haben (pag. 14); I. Die Prinzipal-Axe mit oralem und aboralem Pole, II. die Sagittal-Axe mit dorsalem und ventralem Pole; III. die Lateral-Axe mit rechtem und linkem Pole. Auch die mediane Ventral-Linie, welche direkt vom centralen Munde zum excentrischen After führt, sowie die sagittale Median-Ebene, welche den Körper in zwei spiegelgleiche Hemimeren theilt, bleibt bei den *Cystoideen* dieselbe wie bei den *Amphorideen*. Die letztere wird auch hier immer durch drei geometrische Punkte fest bestimmt, die Mittelpunkte des Mundes, des Afters und der Insertions-Basis (oder des Stieles). Zu diesen drei ursprünglichen Richtaxen kommen aber nun bei den *Cystoideen* noch die radialen Kreuzaxen, welche durch die Entwickelung der Ambulacren und ihrer perradialen Subvektoren bestimmt werden, ursprünglich drei oder fünf. Eine von diesen fällt stets in die Sagittal-Axe, während die zwei oder vier anderen sich paarweise zu beiden Seiten der Median-Ebene gruppiren. Die Variationen und Umbildungen, welche dieses radiale Anthodium schon innerhalb der Cystoideen-Klasse erleidet, sind von so hohem allgemeinen Interesse und so weitreichender spezieller Bedeutung, dass wir sie als Ursachen der mannigfaltigen Radial-Struktur später noch besonders in's Auge fassen müssen.

3. Die Radial-Struktur der Theca, welche die ächten *Cystoideen* so wesentlich von ihren *Amphorideen*-Ahnen unterscheidet, ist in erster Linie durch die Entwickelung des Anthodiums bedingt, dessen Verhältnisse wir nachher noch beim Ambulacral-System gesondert betrachten werden. Hier sollen zunächst diejenigen promorphotischen Erscheinungen kurz betrachtet werden, welche für das klare Verständniss der radiären Grundform von fundamentaler Bedeutung sind. Ich bezeichne ein für allemal die *primären* Kreuzaxen oder die „Strahlen erster Ordnung", welche bei den Echinodermen gewöhnlich schlechtweg *Radien* genannt werden, als Perradien; in ihnen liegen die Median-Linien der Ambulacren, ihre Subvektoren und Prinzipal-Kanäle. Dagegen unterscheiden wir als Interradien oder „Strahlen zweiter Ordnung" die sekundären Kreuzaxen, welche den Winkel zwischen je zwei benachbarten Perradien halbiren. In manchen Fällen ist es nützlich, auch noch Adradien oder *tertiäre* Kreuzaxen zu unterscheiden, d. h. „Strahlen dritter Ordnung", welche den Winkel zwischen je einem Perradius und Interradius halbiren;

ihre Zahl ist natürlich stets doppelt so gross wie die der Ersteren. Wir hätten demnach zur exakten Darstellung der anatomischen Lagerungs-Verhältnisse bei der gewöhnlichen pentaradialen Grundform der Echinodermen zu unterscheiden: A. 5 *Perradien*, B. 5 *Interradien* und C. 10 *Adradien*. Indessen unterliegt die normale Fünfzahl der Parameren schon innerhalb dieser Klasse wichtigen Variationen. Die vertikalen Meridian-Ebenen, welche wir durch die vertikale Hauptaxe und die Perradien legen, nennen wir kurz „Perradial-Ebenen", diejenigen, welche durch die Hauptaxe und die Interradien gelegt werden, „Interradial-Ebenen". Der ganze Körpertheil, welcher zwischen je zwei benachbarten Interradial-Ebenen liegt, ist ein Astromer oder *Paramer*, ein „Sternstück"; die Perradial-Ebene ist die „sekundäre Median-Ebene" oder „Sagittal-Ebene" des bilateral gebauten Astromeres, welche dasselbe in ein Paar spiegelgleiche Hälften theilt: *Antimeren*. Der ganze Körper einer regulär pentaradialen Cystoideen-Person (z. B. *Asteroblastus*, *Cystoblastus*) wird durch die 5 Interradial-Ebenen in 5 kongruente Astromeren oder 5 Paar Antimeren getheilt (abgesehen von der excentrischen Lage des Afters in einem Astromer).

Grundzahlen der Cystoideen. Die normale Fünfzahl der Astromeren ist allgemein vorhanden in folgenden drei Familien: *Pomocystida*, *Agelacystida*, *Ascocystida*. In den übrigen drei Familien ist dieselbe zwar vorherrschend, aber nicht selten durch eine andere Zahl ersetzt. Ich unterscheide dabei zwischen primären und sekundären Abweichungen von der Fünfzahl. Als primäre Abweichung betrachte ich nur die Dreizahl; diese ist schon unter den *Palaeocystiden* dadurch vorbereitet, dass zuerst nur drei Arme am Munde auftreten: *Arachnocystis*. Zwei von diesen gabeln sich bei *Echinosphaera*, so dass wir dann 5 Brachiolen haben, einen unpaaren (frontalen) und zwei Paar laterale. Dasselbe Verhältniss wiederholt sich unter den Fungocystiden bei *Glyptosphaera* und *Protocrinus*; von dem dreispaltigen Munde gehen drei Subvektoren aus, von denen der unpaare (frontale) einfach bleibt, die beiden paarigen (lateralen) sich gabeln. Die fünf so entstandenen Ambulacral-Rinnen trennen sich später bis zum Munde herab und entspringen dann einzeln vom Mundring (*Fungocystis*). Auch in der Familie der Glyptocystiden nimmt die ältere Subfamilie (*Hexalacystida*) ihren Ausgang von dreistrahligen, die jüngere (*Sycocystida*) von fünfstrahligen Formen. Diese Thatsachen gestatten die Vermuthung, dass zunächst aus zweiseitigen Amphorideen dreistrahlige (*Arachnocystiden*) entstanden sind, indem ein unpaarer (frontaler) Mundarm sich zwischen den ursprünglichen beiden lateralen entwickelte; indem dann letztere sich gabelig theilten (in einen vorderen thoracalen und einen hinteren paranalen Arm), entstand der pentaradiale, Kranz, dessen Fünfzahl dann erblich wurde. Die angeführten triradialen Cystoideen, die mehreren verschiedenen Familien angehören, scheinen zu zeigen, dass der triradiale (*primäre*) Typus noch in mehreren Gruppen fortbestand neben dem (*sekundären*) pentaradialen Typus, der später allgemein herrschend wurde.

Als sekundäre Abweichungen von der Fünfzahl, welche erst später aus dieser (durch Rückbildung von mehreren Ambulacren) hervorgegangen sind, betrachte ich diejenigen Cystoideen, die nur vier oder zwei Subvektoren besitzen. *Malocystis* unter

den Fungocystiden, und die Subfamilie der *Apiocystida* unter den Callocystiden, besitzen nur vier Ambulacren; hier ist der frontale, unpaare Subvektor verschwunden. Bei *Amygdalocystis* unter den Fungocystiden und bei *Pseudocrinus* unter den Callocystiden verschwinden noch ein paar laterale Subvektoren, so dass nur zwei gegenständige übrig bleiben (ein vorderer thoracaler und der gegenüber stehende hintere paranale, der dem anderen Antimer angehört). Die Theca nimmt in Folge dessen hier die seltene Form einer bikonvexen, vertikal stehenden Linse an. Ebenso auffallend ist die regulär vierstrahlige Form von *Staurocystis*, auf dessen Oral-Fläche die vier gleichen Ambulacren ein rechtwinkeliges Kreuz bilden. Durch die Vermittelung von anderen tetraradialen Apiocystiden (*Apiocystis*) lässt sich auch diese abnorme Form von pentaradialen Ahnen ableiten (*Callocystis*, *Cystoblastus*, vgl. unten).

4. Der Stiel der Cystoideen (*Pedunculus*). Die Theca ist bei der grossen Mehrzahl in dieser Klasse am aboralen Pol durch einen kräftigen Stiel am Meeresboden befestigt gewesen. Nur bei den älteren Formen, besonders denjenigen, deren Theca sich der Kugelform nähert (*Pomocystida, Fungocystida*), war dieselbe bald unmittelbar mit dem aboralen Pol aufgewachsen, bald nur durch einen sehr kurzen Stiel befestigt. Mit sehr breiter Basis sind meistens die platt gedrückten *Agelacystida* an den Boden angewachsen; hier kann sogar die Theca die Gestalt einer flachen, kreisrunden oder pentagonalen Scheibe annehmen, deren ganze untere, dorsale Fläche (*Hypotheca*) der Unterlage, meistens eine Muschelschale, aufgewachsen ist, während die obere, ventrale Fläche (*Epitheca*) von dem pentaradialen Anthodium eingenommen wird. Durch einen sehr starken, geringelten Stiel sind die hoch entwickelten Familien der *Callocystiden* und *Glyptocystiden* ausgezeichnet. Gewöhnlich ist der Pedunculus hier cylindrisch, etwa so lang als die Theca, und nach unten verdünnt; er ist meist gegliedert und es scheint, dass bisweilen die Glieder oder Scheiben, gleich den Röhren eines Teleskops, in einander geschoben werden konnten (wie bei *Anomocystiden* und *Rotatorien*). Vielleicht diente auch die geräumige Höhle, welche der dicke Stiel enthalten zu haben scheint, als Brutraum zur Aufnahme der Eier und Embryonen, wie bei *Lepas*. Einige Cystoideen waren nur in der Jugend gestielt und wurden später frei (*Protocrinus*, *Ascocystis* u. A.).

5. Thecal-Ostien der Cystoideen. Allgemein lassen sich an der Panzer-Kapsel bei den Cystoideen, ebenso wie bei den Amphorideen, zwei Oeffnungen erkennen; die kleinere, centrale, am Oral-Pol der Hauptaxe, ist der Mund; die grössere, excentrische, auf der Ventral-Seite, der After. Zwischen beiden Darm-Oeffnungen liegt auf der Bauchseite bei der Mehrzahl der Cystoideen eine „dritte Oeffnung", die gewöhnlich — wohl mit Recht — als Gonoporus oder Geschlechtsöffnung gedeutet wird. Endlich ist auch bei einzelnen Gattungen noch eine vierte Oeffnung nachweisbar, welche derjenigen von *Aristocystis* zu entsprechen scheint (Hydroporus?); sie liegt in der Nähe des Mundes (*Proteocystis*, *Glyptosphaera*). Ob die eigenthümlichen „Kamm-Rauten" der *Callocystiden* und *Glyptocystiden* zweiklappige Thecal-Ostien darstellen, ist noch unsicher.

A. Der Mund (*Osculum*) liegt bei allen Cystoideen, ebenso wie bei ihren Amphorideen-Ahnen, am Oral-Pol der Hauptaxe; er zeigt aber hier eine viel grössere Mannigfaltigkeit der Bildung als bei den letzteren. Diese Thatsache ist in erster Linie durch die verschiedenartige Entwickelung der Ambulacren bedingt, welche vom Munde ausgehen. Je nachdem die Grundzahl derselben drei oder fünf beträgt, erscheint der Mundspalt entweder dreilippig oder fünflippig; er kann aber auch kreisrund oder polygonal sein. Bisweilen entwickeln sich zwischen den drei oder fünf perradialen Mundspalten ebenso viele interradiale Oral-Platten (gabelförmig bei manchen Asterocystiden), oder ein Kranz von differenzirten Peristom-Platten. Häufig zeigt der Mundspalt bei den Cystoideen eine ausgeprägt amphipleure Gestalt, welche die Hufeisen-Form des primären, larvalen Hydrocoel-Bogens wiederholt, so z. B. bei vielen Pomocystiden und Fungocystiden. Der Mund erscheint hier meistens als ein bilateral-symmetrischer Querspalt, von dessen Mittelpunkt nach vorne der unpaare, frontale Subvektor abgeht, während die beiden seitlichen Mundwinkel in zwei laterale Zufuhr-Rinnen auslaufen, die sich alsbald gabelförmig theilen, in je einen vorderen (thoracalen) Ast, und einen hinteren (paranalen) Ast; die beiden Pektoral-Aeste divergiren nach vorn, die beiden Paranal-Aeste nach hinten. Wenn das unpaare frontale Ambulacrum rückgebildet wird (— bei den *Apiocystida*, den vierstrahligen Callocystiden —), so nimmt der Mund die Form eines Längsspaltes an, von dessen Frontal-Ende die beiden pektoralen, vom Anal-Ende die beiden paranalen Subvektoren divergirend abgehen (*Apiocystis, Sphaerocystis*). Wenn dann die vier Ambulacren gleich werden und sich unter gleiche Winkel ordnen, so wird die Oral-Fissur zu einem rechtwinkeligen Kreuz (medusen-ähnlich, *Staurocystis*). Wenn aber drei Ambulacren verschwinden und nur zwei gegenständige übrig bleiben (bei *Amygdalocystis* und *Pseudocrinus*), so wird der Mund ein schräger Spalt, der von vorn und links nach hinten und rechts geht; das ergiebt sich aus der Lage des Afters, welcher in diesen beiden seltsamen zweistrahligen Gattungen, nicht etwa in der Mitte einer Seite der linsenförmigen Kapsel liegt, sondern am linken Rande des hinteren (rechten paranalen) Ambulacrum. In vielen Cystoideen wird der Mundspalt von einer Reihe kleiner Saumplättchen eingefasst, welche sich auch auf die Ränder der von ihm ausgehenden Ambulacral-Rinnen fortsetzen; jedoch sind dieselben selten gut erhalten. Die Familie der *Glyptocystida* zeichnet sich dadurch aus, dass das Anthodium, und somit auch der centrale Mund, subtegminal oder „unterirdisch" wird, wie bei vielen älteren Crinoideen (den *Hypascocrinen*, s. unten).

B. Der After (*Anus*) liegt bei allen Cystoideen excentrisch auf der Ventral-Seite, bald sehr nahe dem Munde (die meisten *Pomocystida* und *Fungocystida*), bald weiter entfernt (die meisten übrigen Cystoideen). Gewöhnlich bleibt er jedoch in der oberen Hälfte der Theca; seltener rückt er in die untere hinab (z. B. *Glyptocystis*). Ganz am Aboral-Pol, wie bei den Holothurien, liegt der After nur bei der merkwürdigen, diesen nächst verwandten *Ascocystis*. Gewöhnlich (— wahrscheinlich immer! —) ist die ansehnliche After-Oeffnung von einer beweglichen „Klappen-Pyramide" bedeckt und ausserdem häufig von einem Ringe kleiner „Periproktal-

Plättchen" umgeben. Die Zahl der dreieckigen Klappen, welche die After-Pyramide zusammensetzen, ist sehr wechselnd, zwischen 3 und 15, meistens 5 oder 6, selten 7–9. Früher hielt man die „Klappen-Pyramide des Afters" für die „Ovarial-Oeffnung" und betrachtete sie als eine, für die Klasse der Cystoideen höchst charakteristische Eigenthümlichkeit. Aber ganz dieselbe Bildung kommt nicht nur den meisten Amphorideen zu, sondern auch manchen Holothurien (*Psolus* u. A.).

C. Die Geschlechts-Oeffnung (*Gonoporus*). Bei vielen (vielleicht bei allen?) Cystoideen liegt zwischen Mund und After auf der Bauchseite eine kleine „dritte Oeffnung", welche früher für den After gehalten wurde, jetzt aber ebenso wie bei den Amphorideen als Genital-Porus gilt. Jedoch ist dieselbe nicht nachzuweisen bei den *Agelacystiden* und *Ascocystiden*, sowie bei einem Theile der übrigen Cystoideen. In den älteren beiden Familien der *Pomocystida* und *Fungocystida* verhält sich diese Genital-Oeffnung noch gerade so wie bei ihren Amphorideen-Ahnen; sie liegt etwas näher dem After als dem Munde, asymmetrisch, etwas rechts von der ventralen Mittellinie. Bisweilen ist die kleine runde Geschlechts-Oeffnung von einer Klappen-Pyramide bedeckt, gleich dem After. Bei den *Callocystiden* (— und einem Theile der *Glyptocystiden* —) scheinen an Stelle dieses unpaaren Gonoporus ein paar laterale Genital-Oeffnungen mit Kamm-Rauten zu treten (s. unten). Eine unpaare „vierte Oeffnung", ähnlich derjenigen von *Aristocystis* (pag. 50) ist auch bei einigen Cystoideen nachzuweisen; bei *Proteocystis* erscheint sie als ein kleiner Querspalt (zwischen Mund und After); bei *Glyptosphaera* an derselben Stelle als eine dreieckige, quer gestreifte Platte, die schon ihr Entdecker, VOLBORTH, als „Madreporen-Platte" deutete (1846, 16, pag. 189). Ob diese „vierte Oeffnung" wirklich der Hydroporus war, und ob sonst dieselbe mit dem Gonoporus vereinigt war (wie bei manchen Holothurien und den Echinideen), bleibt einstweilen zweifelhaft (vergl. pag. 17).

D. Die Kamm-Rauten (*Pectinirhombi* = „*Pectinated rhombs*") sind eigenthümliche Lokal-Bildungen der Theca, welche fast ganz auf die Familie der *Callocystida* beschränkt erscheinen; ausserdem kommen sie nur bei einzelnen Glyptocystiden (*Sycocystis*, *Glyptocystis*) vor, sowie bei einer Anomocystide (*Pleurocystis*?). Bei den meisten Callocystiden sind drei Kamm-Rauten vorhanden und liegen an ganz bestimmten Stellen: zwei paarige, adanale, oben zu beiden Seiten des Afters; die dritte unpaare (basal-frontale) dem After schräg gegenüber, vorn unten über der Stiel-Insertion. Letztere ist vielleicht Genital-Mündung, erstere Madreporiten? Indessen ist sowohl das feinere anatomische Verhalten wie die physiologische Deutung dieser eigenthümlichen Gebilde noch ganz unsicher.

6. Der Kapsel-Panzer der Cystoideen. Der charakteristische Platten-Panzer, welchen die *Cystoideen* von ihren *Amphorideen*-Ahnen geerbt haben, zeigt in der ersteren Klasse eine weit grössere Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit der Bildung als in der letzteren. Dieser wichtige Unterschied ist in erster Linie durch die mannigfaltige Entwickelung des Anthodiums bedingt, welches den Amphorideen noch ganz fehlt; bei den Cystoideen dagegen ist diese *Ambulacral-Rosette* nicht nur allgemein vorhanden, sondern sie zeigt auch neben einander alle Stufen historischer

Ausbildung und einen stetig wachsenden Einfluss auf die Skelet-Bildung der ganzen Kapsel. Als zwei Hauptgruppen der Cystoideen habe ich die beiden Ordnungen der *Microplacten* und *Megaplacten* unterschieden. Bei den Microplacta (oder *Eucystidea*) ist das Panzer-Skelet der Theca aus sehr zahlreichen polygonalen Täfelchen von geringer oder mittlerer Grösse zusammengesetzt (mindestens 40—80, oft mehrere Hundert); dieselben sind meistens ohne alle Ordnung zu einem festen Pflaster durch Nähte zusammengefügt, bisweilen aber decken sie sich schuppenartig mit abgerundeten Rändern, so dass der „Schuppen-Panzer“ des Corium dehnbar und beweglich bleibt (*Hemicystida*). Auch wenn sich die Täfelchen der Microplacten mehr oder weniger regelmässig in Längs- oder Quer-Reihen ordnen, besitzt diese Anordnung meistens keine morphologische Bedeutung. Bei den Megaplacta (oder *Parcystidea*) ist dagegen der Platten-Panzer des Kelches aus einer beschränkten Zahl von grösseren Tafeln zusammengesetzt (13—20, meistens 18 oder 19); diese sind gewöhnlich in mehrere (3—4) transversale Zonen geordnet, und diese subreguläre Anordnung gewinnt dadurch eine gewisse morphologische Bedeutung, dass sie in bestimmter Korrelation zur Bildung des radialen Anthodium steht. Manche Megaplacten (sowohl *Callocystiden* als *Glyptocystiden*) nähern sich dadurch den ächten Crinoideen, und von einigen (z. B. *Cryptocrinus* und *Hypocrinus*) ist es selbst zweifelhaft, ob sie nicht rückgebildete *Palacriniden* sind. Die Art und Weise, wie die Panzer-Platten zusammengefügt und geformt sind, ist im übrigen innerhalb der sechs Cystoideen-Familien so mannigfaltig, dass wir auf die spezielle Beschreibung derselben verweisen müssen. Die grösste Mannigfaltigkeit zeigt in dieser Klasse die feinere Struktur und Ornamentik der Panzer-Platten; bald sind dieselben solid oder fein porös, bald mit einfachen Poren oder „Doppel-Poren“ ausgestattet; in anderen Gruppen wieder treten „Poren-Rauten“ auf. Da diese Verhältnisse selbst bei nahe verwandten Gattungen einer Familie sehr variabel sind, können sie nicht zur Unterscheidung der Familien benutzt werden. (Vergl. oben pag. 19, 22.)

7. Appendikeln der Theca bei den Cystoideen. Alle Cystoideen sind mit Ambuletten oder „äusseren Anhängen des Ambulacral-Systems“ ausgestattet, welche als Tast- und Greif-Organe sowie als Kiemen fungirten. Die *Cystoideen* haben diese wichtigen „Ambulacral-Pedalien“ von ihren *Amphorideen*-Ahnen durch Vererbung erhalten; während aber bei den letzteren alle diese Anhänge als Oral-Ambuletten auf das Peristom beschränkt bleiben und nur bewegliche „Mundfühler“ (Oral-Tentakeln) darstellen, kommen dazu bei den *Cystoideen* als neue Erwerbung noch die Thecal-Ambuletten oder „Kapselfühler“ (Thecal-Tentakeln); man kann sie auch als Fingerchen (*Digitella*) bezeichnen. Zur Stütze und zum Schutze dieser zarten und weichen Tentakeln entwickeln sich bei den meisten (vielleicht bei allen) *Cystoideen* Kalkkörperchen, bald in der Aussenwand der Tentakeln selbst (— ähnlich wie in den Mundfühlern der Holothurien —), bald als selbstständige Pinnuletten oder Brachiolen. Wenn die Verkalkung dieser Appendikeln zu ihrer Erhaltung in fossilem Zustande genügt, so können sie uns, im Zusammenhange mit den Ambulacren, werthvolle Aufschlüsse über die Anordnung der zarten Ambulacral-Anhänge und die

systematischen Beziehungen der Gruppen liefern. Die wichtigsten Verschiedenheiten derselben werden bei der Besprechung der Ambulacren erwähnt werden; hier genügt es hervorzuheben, dass bei den meisten Cystoideen keine freien Brachiolen vorkommen; solche finden wir eigentlich als freie gegliederte Mundärmchen nur am Peristom bei den *Ascocystida* (— vielleicht Holothurien? —). Wirkliche Kelcharme (*Brachia*, ähnlich denen der Crinoideen), am Ende der radialen Subvektoren, haben die *Glyptocystida*. Die übrigen vier Familien besitzen nur Pinnuletten, als gegliederte (einzeilige oder zweizeilige) Anhänge an den Rändern der Ambulacren; die kleinen Gelenk-Facetten an deren Rändern (an den Seiten-Aestchen der Subvektoren) deuten ihre ursprüngliche Stellung an. Die centrifugale Wanderung der primären Mundtentakeln erklärt die phylogenetische Entstehung dieser Thecal-Appendikeln (vergl. unten das Anthodium der *Pomocystida*).

Malacom der Cystoideen.

Die hypothetischen Vorstellungen, welche wir uns vom einstigen Bau des Weichkörpers machen können, beruhen bei den fossilen Cystoideen ebenso wie bei ihren Amphorideen-Ahnen, theils auf der Deutung der erhaltenen Skelet-Reste, theils auf der vergleichenden Anatomie und Ontogenie der übrigen Echinodermen, vor Allen der Holothurien. Jedoch sind die morphologischen und physiologischen Erkenntnisse, die wir so indirekt gewinnen, bei den Cystoideen viel reichhaltiger und bedeutungsvoller als bei den Amphorideen; denn die Ausbildung der radialen Ambulacren, welche den letzteren noch ganz fehlen, lässt sich bei den ersteren Schritt für Schritt verfolgen. Da aber die stufenweise Entwickelung der Ambulacren auch die Ausbildung der meisten und wichtigsten übrigen Organe beherrscht, des Nerven-Systems, Blutsgefäss-Systems u. s. w., so können wir weiterhin aus der Morphologie und Phylogenie des Ambulacral-Systems der Cystoideen auch wichtige Schlüsse auf diejenige der übrigen Organe ziehen.

1. Tegument-System. Die Hautdecke war bei allen Cystoideen, ebenso wie bei ihren Amphorideen-Ahnen, aus zwei verschiedenen Schichten zusammengesetzt, Oberhaut und Lederhaut. Die Oberhaut (*Epidermis*) wurde durch ein einschichtiges „äusseres Körper-Epithel" gebildet, welches aus dem *Exoderm* der Larve hervorgegangen war und deren Flimmer-Decke theilweise behalten hatte. Die darunter gelegene Lederhaut (*Corium*), die aus dem *Mesoderm* (Mesenchym) entstandene *Cutis*, bildete eine Konnektiv-Lage, innerhalb deren die Skleroblasten sämmtliche Skelettheile erzeugten.

2. Subvektiv-System. Die flimmernden „Zufuhr-Organe", welche als „Subvektiv-Rinnen" oder „Epineural-Kanäle" dem centralen Munde der Cystoideen die Nahrung zuführten, zeigen in dieser Echinodermen-Klasse eine weit höhere und mannigfaltigere Ausbildung als bei ihren Amphorideen-Ahnen. Bei diesen letzteren beschränkten sie sich auf die Subvektakeln, d. h. auf die Flimmer-Rinnen, welche

an der Ventral-Seite der circoralen Tentakeln oder Brachiolen die Nahrung direkt zum Munde hinführten; die *Theca* selbst blieb dabei unbetheiligt. Bei den Cystoideen hingegen begegnen wir zum ersten Male den Subvektoren, d. h. den perradialen Flimmer-Rinnen auf der Ventral-Seite der *Theca*, jenen charakteristischen Organen aller *Anthodiaten*, welche zusammen mit den darunter gelegenen Prinzipal-Kanälen des Ambulacral-Systems das Anthodium zusammensetzen. Das Nähere über die mannigfaltige Differenzirung dieser „*Ambulacral-Rosette*" und über ihre Zusammensetzung aus dem exodermalen Subvektiv-Stern und dem entodermalen Ambulacral-Stern werden wir unten bei der Betrachtung des Ambulacral-Systems anführen. Das besondere phylogenetische Interesse, welches die Cystoideen-Klasse in dieser Hinsicht darbietet, beruht darauf, dass wir bei ihnen erstens die frühesten Anfänge der Anthodium-Bildung finden (*Pomocystiden* und *Fungocystiden*), und zweitens verbindende Uebergangs-Stufen zu den verschiedenen Formen der „Ambulacral-Rosette" in den übrigen Klassen der Anthodiaten; die Ascocystiden (*Ascocystis*) führen unmittelbar hinüber zu den Holothurien, die Anthocystiden (*Cystoblastus*) zu den Blastoideen, die Glyptocystiden (*Caryocrinus*, *Mimocystis*) zu den Crinoideen, die Asterocystiden (*Asteroblastus*, *Mesites*) zu den Pygocincten (Echinideen, Ophiureen, Asterideen). Bei den meisten Cystoideen bleiben die Subvektoren und ihre Seitenäste offene „Flimmer-Rinnen" an der Oberfläche der Ventral-Kapsel; bei einigen Familien aber sinken sie in die Tiefe und verwandeln sich bereits in Epineural-Kanäle oder „Subtegminale Ambulacren" (*Ascocystida*, *Glyptocystida* u. A. (vergl. unten die „Hydrophora palmata", pag. 92).

3. Muskel-System. Der ursprüngliche, von den Vermalien und Amphorideen durch Vererbung erhaltene Hautmuskel-Schlauch, bestehend aus einer subcutanen, äusseren Ringmuskel-Schicht und einer inneren Längmuskel-Schicht, wird sich bloss bei jenen Cystoideen noch mehr oder weniger erhalten haben, bei denen der Platten-Panzer des Corium beweglich blieb, so bei einzelnen Fungocystiden (*Protocrinus*) und Glyptocystiden (*Lichenocystis*, *Homocystis*), bei den schuppentragenden Hemicystiden und den Ascocystiden; die letzteren haben vielleicht schon dieselben perradialen Längsmuskel-Paare besessen, wie die nahe verwandten Holothurien. Bei allen übrigen Cystoideen, wo die Panzer-Platten sich durch feste Nähte zur Bildung einer starren Kapsel vereinigten, dürfte die subcutane Muskel-Platte rückgebildet gewesen sein, mit Ausnahme derjenigen Muskeln, welche die Bewegungen des Mundes und Afters vermittelten. Zur Bewegung der Pinnuletten, der Saumplättchen u. s. w. werden überall kleine Muskeln sich in ähnlicher Weise wie bei den Crinoideen entwickelt haben.

4. Nerven-System. Der bedeutungsvolle Fortschritt, welchen die Cystoideen über ihre Amphorideen-Ahnen hinaus durch die Ausbildung des Anthodium thaten, wird unmittelbar auch in der Entwickelung entsprechender Radial-Nerven sich gezeigt haben. Zu dem oberflächlichen circoralen Nervenring, welchen die Cystoideen von den Amphorideen durch Vererbung erhalten hatten, und von welchem epidermale Nerven an die circoralen Tentakeln abgingen, traten jetzt drei

oder fünf Prinzipal-Nerven, d. h. jene perradialen Hauptstämme des peripheren Nerven-Systems, welche bei allen Anthodiaten zwischen den superficialen Subvektoren und den ambulacralen Prinzipal-Kanälen an der ventralen Oberfläche der Theca verlaufen. Die wichtigen Familien der *Pomocystideen* und *Fungocystideen* zeigen uns unmittelbar die bedeutungsvollen Anfänge dieser Anthodial-Organe in der stufenweisen Ausbildung der primitiven Ambulacren; die wahren Ursachen derselben lehrt uns die vergleichende Ontogenie der Echinodermen in der centrifugalen Wanderung der Primär-Tentakeln kennen. Bei den meisten Cystoideen werden wahrscheinlich die Prinzipal-Nerven die ursprüngliche, oberflächliche Lage in der Epidermis bewahrt haben, wie wir sie noch heute bei Crinoideen und Asterideen finden. Bei denjenigen Gruppen hingegen, bei welchen die Subvektoren in die Tiefe sanken und sich in Epineural-Kanäle verwandelten (Ascocystiden und Glyptocystiden), werden auch die darunter gelegenen Nervenstämme ihnen gefolgt sein (wie bei den Holothurien und Echinideen).

5. Sensillen-System. Als Sinnes-Organe der Cystoideen können wir die älteren Circoral-Tentakeln betrachten, welche sie von ihren Amphorideen-Ahnen geerbt hatten, und die neugebildeten Thecal-Tentakeln des Anthodium, welche den letzteren noch fehlten. Die beweglichen Pinnuletten, welche wir bei der grossen Mehrzahl der Cystoideen an den zahlreichen Seitenästen der gefiederten Subvektoren finden, zeigen uns Zahl und Sitz der kleinen, weichen „Ambulacral-Tentakeln“ an, welchen sie zum Schutze und zur Stütze dienten. Wenig entwickelt in den beiden ältesten Familien (*Pomocystiden* und *Fungocystiden*), zeigen sie in den Familien der *Agelacystiden* und *Callocystiden* eine ähnliche reiche Entfaltung, wie bei den Asterideen und Echinideen. Die *Ascocystiden* dürften sich ähnlich den Holothurien verhalten haben; die gegliederten Mundarme derselben konnten sich trefflich fossil erhalten, weil Kalk in grösserer Menge in denselben abgelagert wurde, als es in den Mundfühlern mancher Holothurien der Fall ist. Die *Glyptocystiden* nähern sich dadurch, dass sich freie Thecal-Arme an den Distal-Enden der kurzen Subvektoren entwickeln, den Crinoideen, und wie bei diesen werden sich an der Innenseite der Pinnulae zarte Ambulacral-Tentakeln aus der Ventral-Seite der Arme erhoben haben.

6. Darm-System. Die beiden Oeffnungen des Darmrohrs, der centrale Mund und der excentrische After, liegen bei den meisten Cystoideen nicht weit auseinander, ebenso wie bei ihren Amphorideen-Ahnen. Bisweilen rückt der After auf der Ventral-Fläche der Theca bis zur Mitte ihrer Höhe hinab, selten noch tiefer (einige Glyptocystiden); bei *Ascocystis* scheint der After an den Aboral-Pol der verlängerten horizontalen Hauptaxe verlegt zu sein, wie bei den Holothurien. Bei den ältesten und primitivsten Cystoideen (*Pomocystiden* und *Fungocystiden*) dürfte das Darmrohr noch dieselbe einfache Beschaffenheit besessen haben, wie bei ihren Amphorideen-Ahnen; bei den höher differenzirten Familien ist dasselbe mehr verlängert und in Spiral-Windungen gelegt gewesen, wie bei Crinoideen und Echinideen; bei den scheibenförmigen Hemicystiden hat der centrale Darm vielleicht fünf radiale Blinddärme ausgestülpt, wie bei den ähnlichen Asterideen. Wie sich die drei ursprüng-

lichen Hauptabschnitte des Enteron, der exodermale Vorderdarm (Schlund), der entodermale Mitteldarm (Magen) und der entodermale Hinterdarm (Dünndarm) in den verschiedenen Gruppen der Cystoideen differenzirt haben, darüber geben uns ihre fossilen Reste keine Andeutung; ebenso auch nicht über das Verhalten des dorsalen Mesenterium, welches den Darm am Peristom befestigte. Doch giebt Otto Jaekel an, dass *Glyptosphaera* „einen durchaus abweichenden Verlauf der Mesenterial-Leiste zeige" (49, pag. 115).

7. Coelom-System. Die geräumige Leibeshöhle, welche zum grössten Theile durch das Darmrohr und die Geschlechts-Organe ausgefüllt war, dürfte bei den älteren und niederen Gruppen der Cystoideen noch dieselben einfachen Bau-Verhältnisse besessen haben, wie bei ihren Amphorideen-Ahnen (s. oben S. 27). Bei den jüngeren und höheren Gruppen haben sich von dem Megacoel vielleicht schon separirte Kammern abgezweigt und als lokale „Coelom-Sinus" (peripharyngaler, periproktaler u. s. w.) eine ähnliche Bedeutung gewonnen, wie bei den höheren Echinodermen. Für die Annahme jedoch, dass die Cystoideen bereits einen Paraxon-Sinus besessen haben, liegt kein Grund vor; dieser hat ihnen gewiss ebenso gefehlt, wie den übrigen Monorchonien (Amphorideen und Holothurien).

8. Blutgefäss-System. Die eigenthümlichen „wandungslosen Konnektiv-Lakunen", welche das charakteristische Blutgefäss-System aller Echinodermen zusammensetzen, sind bei den Cystoideen vermuthlich ebenso allgemein vorhanden gewesen, wie bei ihren Amphorideen-Ahnen. Als Theile dieses Systems deute ich hier wie dort die Poren-Kanäle in den Panzer-Tafeln, und namentlich auch die Rauten-Kanäle, welche an den Suturen der letzteren sich finden (vergl. oben S. 22). Dagegen ist es wohl möglich, dass die eigenthümlichen „Doppel-Poren" in den Panzer-Platten der Pomocystiden, Fungocystiden, mancher Asterocystiden u. A. auf Dermal-Kiemen zu beziehen sind. Grössere Blutgefässe werden wahrscheinlich auch bei den Cystoideen am Darm gelegen haben (ein dorsales und ein ventrales Gefäss wie bei den Holothurien). Ausserdem aber treten nun in dieser Klasse zum ersten Male die perradialen Blutkanäle der Ambulacren auf, welche zwischen den prinzipalen Nerven und den Ambulacral-Röhren verlaufen, und welche den Amphorideen noch fehlten. Die enge physiologische Korrelation, in der diese verschiedenen Organe des Anthodium stehen, lässt vermuthen, dass sie sich auch gleichzeitig historisch entwickelten.

9. Genital-System. Die einfache Geschlechts-Oeffnung, welche bei der grossen Mehrzahl der *Cystoideen* zwischen Mund und After liegt, gestattet den Schluss, dass dieselben Monorchonien waren, gleich den *Amphorideen* und *Holothurien*; wie bei diesen werden nur ein Paar einfache oder verästelte Gonaden vorhanden gewesen sein, deren gemeinsamer Ausführ-Gang (*Gonoductus*) durch jenen Gonoporus nach aussen mündete. Da der Gonoductus oder der unpaare Gonaden-Stamm der Monorchonien der Paraxon-Drüse (oder dem „Axial-Organ") der Pentorchonien entspricht, wird auch diese letztere den meisten Cystoideen gefehlt haben. Anders werden sich aber in dieser Beziehung vielleicht die beiden Familien der *Agelacystiden* und *Glyptocystiden* verhalten haben; jene führen zu den Asterideen, diese zu den Crinoideen

hinüber; in beiden Familien ist eine „dritte Oeffnung“ der Theca, welche dem einfachen Gonoporus der übrigen Cystoideen entspricht, theils noch gar nicht, theils nur unsicher nachgewiesen; vielleicht mündete hier der Gonoductus in den Enddarm (Kloake). Da jedoch die Pentaradial-Struktur in diesen beiden Familien eine höhere Ausbildung zeigt, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie sich auch auf das Genital-System zu erstrecken begann, und dass dieselben bereits *Pentorchonien* waren.

Ambulacral-System der Cystoideen.

Der wichtigste Unterschied, welcher die *Cystoideen* von den älteren, bisher mit ihnen vereinigten *Amphorideen* trennt, beruht auf der Ausbildung der Ambulacren und der perradialen, in ihrer Mitte verlaufenden Prinzipal-Kanäle. Diese typischen Bildungen, welche allen übrigen Echinodermen zukommen und ihre „Radiär-Form“ in erster Linie bedingen, fehlten noch den *Amphorideen*; sie treten zum ersten Male bei den *Cystoideen* auf und ihre stufenweise historische Ausbildung lässt sich Schritt für Schritt verfolgen. Die bekannten Thatsachen, welche uns die vergleichende Ontogenie der Echinodermen in der Entstehung und Ausbildung der Ambulacral-Felder unmittelbar vor Augen führt, finden ihre phylogenetische Bestätigung und Erklärung in der vergleichenden Anatomie der Ambulacren bei den *Cystoideen.* Von besonderer Wichtigkeit sind für ihr Verständniss die palingenetischen Verhältnisse der Holothurien, wie sie zuerst RICHARD SEMON in seiner Entwickelungsgeschichte der *Synapta digitata* (4) richtig erkannt und für die Stammesgeschichte der Echinodermen verwerthet hat.

Als Ambulacra bezeichnet man seit JOHANNES MÜLLER (1) allgemein die radialen „Ambulacral-Felder“, welche vom Munde der Echinodermen ausgehen und auf deren Ventral-Fläche centrifugal über einen kleineren oder grösseren Bezirk der Theca sich erstrecken. Die strahlige, einer Rose ähnliche, zusammenhängende Gruppe der Ambulacren, oder die „*Ambulacral-Rosette*“, bezeichne ich ein für allemal kurz als Anthodium; ihren Mittelpunkt bildet stets die Mundöffnung. Dieses ganze, für die Echinodermen höchst wichtige Gebilde besteht anatomisch aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen, aus dem Ambulacral-System und dem Subvektiv-System; ersteres gehört seinem Ursprunge nach dem Entoderm an (*Hydrocoel, Coelom-Taschen*), letzteres dem Ektoderm (*Epidermis* und *Corium*). Die oberflächlichen Rinnen des Subvektiv-Systems sind mit dem *exodermalen* Epithel der Oberhaut bedeckt; dagegen sind die darunter gelegenen Röhren des Ambulacral-Systems innen vom *entodermalen* Epithel des Hydrocoels und seiner Fortsätze ausgekleidet (vergl. pag. 28). Beide Theile werden vollständig geschieden und zugleich gestützt durch das dazwischen gelegene Corium, in dessen *mesodermalem* Bindegewebe sich das Ambulacral-Skelet entwickelt.

Für die Phylogenie des Ambulacral-Systems der Echinodermen ist die Klasse der Cystoideen von grösster Bedeutung; denn in dieser Klasse beginnt erst die

Entwickelung der Ambulacren und des radialen, aus ihnen zusammengesetzten Anthodiums. Sie wird dadurch eingeleitet, dass die Tentakeln oder Brachiolen, welche bei den Amphorideen im Kranze den Mund umgeben, beim Wachsthum des Peristoms sich vom Munde entfernen und in aboraler Direktion auf die Theca hinüberrücken. Die Subvektiv-Rinnen aber, welche an der oralen Innenseite der Tentakeln verlaufen und dem Munde die Nahrung zuführen, kommen dadurch theilweise in die Kapsel-Wand zu liegen; und diese perradialen Subvektoren oder „Ambulacral-Rinnen“ sind es, welche in der Ventral-Kapsel mit vollkommener Sicherheit die Lage der unmittelbar darunter gelegenen Prinzipal-Kanäle oder „radialen Ambulacral-Gefässe“ angeben. Auch die Lage des Hydrocircus oder des „circoralen Wassergefäss-Ringes“, von welchem die drei oder fünf Prinzipal-Kanäle ausgehen, wird entweder durch den sternförmigen Mund selbst bestimmt angegeben, oder durch einen Subvektiv-Circus, einen unmittelbar darüber gelegenen, den Mund umgebenden Subvektiv-Ring. Diese ektodermalen Subvektiv-Organe mit ihren mesodermalen Skelet-Theilen sind in der Regel allein der Versteinerung fähig und daher für die Palaeontologie der Echinodermen von höchster Bedeutung. Dagegen können von den eigentlichen entodermalen Ambulacral-Organen, welche unmittelbar darunter liegen, nur selten und ausnahmsweise einzelne Theile erhalten bleiben. Da jedoch der Verlauf der letzteren bis in seine Einzel-Verhältnisse hinein derselbe ist wie bei den ersteren, und da beide Organ-Systeme in engster Korrelation stehen, so dürfen wir aus den realen Struktur-Verhältnissen der versteinerten Subvektoren bei den Cystoideen die wichtigsten und sichersten Schlüsse auf den hypothetischen Bau ihres Ambulacral-Systems ziehen.

Die kritische Morphologie des Anthodiums hat demnach schärfer, als es bisher meistens geschehen ist, die ektodermalen Organe des Subvektiv-Systems und die entodermalen Theile des Ambulacral-Systems zu unterscheiden. Eigentliche Ambulacral-Organe des Anthodiums sind alle Theile, welche als Auswüchse aus dem primär einfachen Hydrocoel entstanden, also 1. der Hydrocircus oder Ambulacral-Ring, welcher den Mund umgiebt (Wassergefäss-Ring); 2. die Prinzipal-Kanäle oder perradialen Ambulacral-Röhren, welche die Perradien oder „Strahlen erster Ordnung“ bezeichnen; 3. die lateralen Fieder-Aeste, welche dieselben an die Thecal-Tentakeln und ihre Pinnuletten abgeben. Subvektiv-Organe des Anthodiums dagegen, welche den ersteren entsprechen, sind: 1. Der Subvektiv-Stern des Mundes, welcher entweder von den perradialen Mundrinnen gebildet wird oder von einem besonderen, den Mund umgebenden Subvektiv-Ring; 2. die Subvektoren oder die perradialen Nahrungs-Furchen, welche in der ventralen Kelchdecke verlaufen (— und sich, wenn Arme an deren Ende stehen, als „Arm-Rinnen“ auf deren Ventral-Seite fortsetzen —); 3. die lateralen Fieder-Aeste, welche die Subvektoren an die Pinnuletten abgeben.

Das Anthodium der Cystoideen zeigt bei seiner mannigfaltigen Entwickelung und Gestaltung folgende wichtige Differenzen in der Zahl und Lage der Ambulacren, welche dasselbe zusammensetzen: I. Das Anthodium ist regulär dreistrahlig (*Hemicosmites* und die übrigen *Hexalacystida*) — Anschluss an die *Arachno-*

cystida. — II. Das triradiale geht in das amphipleure pentaradiale Anthodium über, indem die beiden lateralen Subvektoren sich gabelig theilen (*Glyptosphaerida*); man unterscheidet nun einen unpaaren Frontal-Strahl und zwei Paare Lateral-Strahlen (vordere pektorale und hintere paranale). III. Das Anthodium wird regulär fünfstrahlig, indem die fünf Ambulacren gleiche Grösse und Form annehmen: Die Mehrzahl der *Pomocystida*, *Agelacystida*, *Ascocystida*; ferner *Cystoblastus* unter den *Callocystida*, und einige *Glyptocystida*. IV. Durch Rückbildung des frontalen Ambulacrum wird das Anthodium vierstrahlig (*Apiocystida*); anfangs sind die vier Ambulacren noch paarweise verschieden (*Apiocystis, Sphaerocystis*); später werden sie ganz gleich und bilden ein rechtwinkeliges Kreuz (*Staurocystis*). V. Indem drei Ambulacren verschwinden, bleiben nur zwei gegenständige übrig, ein linkes vorderes (pektorales) und ein rechtes hinteres (paranales); beide verlaufen in einer Meridian-Ebene am Rande der linsenförmigen Theca (*Amygdalocystis* und *Pseudocrinus*).

Form und Grösse der Ambulacren: I. Pomocystida; die Subvektoren bleiben sehr kurz und entsenden nur sehr wenige (je 2—5) kurze Aeste; die Zahl der Pinnuletten, welche am Ende derselben stehen, beschränkt sich demnach hier auf 5—25; das Anthodium bildet ein sehr kleines, regulär pentagonales Schild, das nur einen sehr beschränkten Raum oben auf der Kapsel einnimmt und sich meistens scharf von dieser absetzt. II. Fungocystida; die Subvektoren werden sehr lang und kriechen als feine fadenförmige Rinnen über den grössten Theil der Theca hin, dabei kreuzen sie oft die Tafel-Nähte und können sich unregelmässig verästeln; meistens geben sie in weiten Abständen (oft einseitig) kleine kurze Seitenäste ab, an deren Ende eine Pinnulette steht. III. Agelacystida; das Anthodium ist meistens regulär pentaradial, seltener amphipleurisch; die fünf Subvektoren sind von gleicher Länge, bald auf die obere Hemisphäre der Theca beschränkt, bald auf die untere übergreifend, fast bis zur Basis (*Edriocystis*, *Mesites*); bisweilen sind die Subvektoren nicht gerade, sondern gekrümmt, das Anthodium spiral (*Agelacrinus, Gomphocystis, Edriocystis*); auch können die beiden posteralen Subvektoren in entgegengesetzter Richtung gekrümmt sein und den After ringförmig umfassen (*Lepidodiscus*, *Agelacystis*). Die Subvektoren der Agelacystiden sind stets dicht gefiedert, mit zahlreichen kurzen Seitenästen versehen, an deren Enden Pinnuletten stehen. IV. Ascocystida; die fünf Subvektoren sind sehr lang und verlaufen unter der Haut als fünf subtegminale Röhren, vom Munde bis zum After, entlang den fünf Kanten der verlängerten, fünfseitig prismatischen Theca (— vielleicht Holothurien? —). V. Callocystida; das Anthodium ist selten regulär pentaradial (*Cystoblastus*); meistens irregulär oder stark umgebildet, indem eines oder mehrere Ambulacren rückgebildet, die übrigen ungleich werden; oft sind sie auch gegabelt oder unregelmässig verästelt (*Anthocystis, Sphaerocystis*); die Subvektoren sind gefiederte offene Rinnen mit zahlreichen kurzen Seitenästen, an deren Enden Pinnuletten stehen. VI. Glyptocystida; das Anthodium ist triradial bei den *Hexalacystida*, pentaradial bei den *Sycocystida*; die Ambulacra liegen subtegminal, indem die kurzen Subvektoren durch Deckplättchen in geschlossene Kanäle verwandelt sind. Die Verästelung der drei oder fünf

primären Ambulacren ist in dieser Familie innerhalb der Kelchdecke fächerförmig; erst nachdem ihre Aeste auf die freien Arme übergetreten sind, geben sie kurze seitliche Finderästchen für deren Pinnulae ab. Auf der inneren (oralen) Seite der Arme und ihrer Pinnulae verlaufen die Subvektoren als offene Rinnen, erst an der Basis der Arme, wo sie unter die Kelchdecke tauchen, werden sie zu geschlossenen Kanälen oder subtegminalen Subvektiv-Röhren.

Die Ambulacren der Cystoideen werden von den meisten Autoren, die sich mit ihrer Morphologie beschäftigt haben, als niederliegende oder dem Kelche aufgewachsene Arme bezeichnet. Viele Palaeontologen scheinen dabei anzunehmen, dass die ansehnlichen thecalen Ambulacren der *Agelacystiden*, *Callocystiden* u. s. w. wirklich ursprünglich freie Arme waren, die sich (ähnlich wie bei der Palacrinide *Barrandeocrinus*) auf die Theca nach unten zurückschlugen und dann mit deren Oberfläche durch Concrescenz verschmolzen. Zittel giebt dieser herrschenden Ansicht noch neuerdings Ausdruck, indem er sagt: „Bei den Callocystiden und Agelacriniden liegen die Arme mit ihrer Dorsal-Seite entweder auf dem Kelche oder sind in Rinnen desselben eingebettet; sie kehren ihre Ambulacral-Seite nach aussen und sind jedenfalls mit einer Reihe alternirend angeordneter Pinnulae besetzt, welche sich auf kleinen Gelenkflächen neben der Ambulacral-Furche erheben" (7., pag. 151). Ich halte diese Homologie der Ambulacren und der Arme nicht für zulässig; denn sonst müsste man mit demselben Rechte auch die Ambulacren der Echinideen als „angewachsene Arme" bezeichnen. Wie bei den letzteren, so sind auch bei den Cystoideen die Ambulacren dadurch entstanden, dass die Primär-Tentakeln vom Munde weg centrifugal auf die Theca hinüber wanderten, dabei Seiten-Aestchen trieben, aber mit dem Peristom durch die Subvektoren in Zusammenhang blieben.

Hydrophora palmata einiger Cystoideen.

Als eigenthümliche, subtegminale Bildungen der Kelchdecke hat Barrande (12, pag. 41) bei drei angeblichen Cystoideen die von ihm so genannten Hydrophora palmata beschrieben, und zwar bei drei Gattungen, welche zu unseren Amphorideen, zur Familie der *Aristocystida* (— Subfamilie *Pirocystida* —) gehören. Die betreffenden Figuren der „*Hydrophores palmées*" sind sämmtlich nur isolirten Fragmenten entnommen, welche das Peristom, den Mund und seine nächste Umgebung von der Innenfläche der Theca zeigen (von *Aristocystis, Pirocystis* und *Craterina*). Ueberall besteht das Organ aus einem pentagonalen Ring, welcher den Mund umgiebt und von dessen 5 Ecken 5 fächerförmige Röhren-Büschel ausstrahlen, jedes aus 5—6 divergenten Aesten zusammengesetzt. Barrande vergleicht dieselben sowohl mit den „Poren-Rauten" der *Cystoideen*, als mit den „Hydrospiren" der *Blastoideen*. Indessen hat schon Neumayr mit Recht betont, dass weder dieser noch jener Vergleich zulässig ist, dass es sich vielmehr nur um „innere, subtegminal gelegene Ambulacral-Rinnen" handeln könne (8, pag. 409). In der That braucht

man bloss das subtegminale und pentaradiale Anthodium von manchen *Hypascocrinen* (8, pag. 461) mit demjenigen der drei Amphorideen-Genera zu vergleichen, um sich von der wirklichen Homologie der beiden ähnlichen Gebilde zu überzeugen. Jedoch nimmt auch NEUMAYR noch unbedenklich an, dass die „*Hydrophores palmées*" von BARRANDE wirklich zu jenen drei Gattungen gehören, denen er sie zuschreibt; und diese Annahme theilen alle neueren Autoren, so namentlich auch BERNARD (30, pag. 202, 203) und ZITTEL (7, pag. 149, 153) Gerade diese höchst wichtige Annahme halte ich aber für einen folgenschweren Irrthum.

Durch sorgfältiges, wiederholtes Studium der vortrefflichen Abbildungen von BARRANDE und kritische Vergleichung derselben mit den ungenügenden Beschreibungen, bin ich zu der sicheren Ueberzeugung gelangt, dass jene vielbesprochenen Hydrophora palmata zu keiner einzigen von den drei genannten Amphorideen-Gattungen gehören, zu denen ihr Entdecker sie gestellt hat. Vielmehr muss ich annehmen, dass die betreffenden Fragmente pentaradialen Glyptocystiden angehören, den einzigen *Cystoideen*, von welchen uns subtegminale Subvektoren bekannt sind (vergl. unten). Insbesondere lässt mir die treffliche Darstellung, welche FR. SCHMIDT (18) von *Glyptocystis pennigera* gegeben hat, keinen Zweifel, dass diese Sycocystide dieselben subtegminalen Anthodien besitzt, wie sie BARRANDE abbildet. Bei der grossen Wichtigkeit, welche diese Ansicht für die morphologische Deutung und systematische Stellung der genannten drei Genera von Aristocystiden besitzt, sehe ich mich genöthigt, dieselbe aus der eigenen Darstellung von BARRANDE zu begründen.

I. Aristocystis indeterminata (12, pag. 41, pag. 104, Pl. 14, Fig. 1—6). Die Abbildungen beziehen sich auf drei isolirte, ganz unvollständige Fragmente, von denen BARRANDE selbst angiebt, dass er sie nur unsicher und provisorisch zu einer „unbestimmten Art von *Aristocystis*" stelle. Bei der typischen Species dieses Genus (*Aristocystis bohemica*) fand er niemals ähnliche Bildungen vor, trotzdem er sehr zahlreiche und vortrefflich erhaltene Exemplare derselben genau untersuchte. Auch sind die drei Fragmente nicht an deren Fundort (Zahorzan), sondern an anderen Orten gefunden worden (vergl. 12, Explications des Figures 1—6, Pl. 14). Da die fünf Subvektoren dieser Anthodien sechsästig sind, beziehe ich sie auf die Gattung *Palmacystis*; wahrscheinlich gehören zu derselben die grossen, sechsstrahligen und granulirten Panzer-Platten (offenbar von *Glyptocystiden*), welche BARRANDE als „zweifelhaften Ursprungs" auf derselben Tafel (14) abgebildet hat (Fig. 24—33).

II. Pirocystis desiderata (12, pag. 172, Pl. 29, Fig. 29—34). Die Abbildungen zeigen zwei isolirte Fragmente eines Cystoideen-Peristoms, welches BARRANDE „provisorisch" zu einer unbekannten Art von *Pirocystis* stellt; bei der typischen Species dieser cambrischen Gattung (*Pirocystis pirum*) hatte er diese Bildung nicht gefunden. Die beiden Bruchstücke waren isolirt in zwei verschiedenen Kiesel-Knollen eingeschlossen und gehören wahrscheinlich zu zwei verschiedenen Arten von *Glyptocystiden*. In dem einen Fragment, Fig. 29—31, zeigt jedes der fünf fächerförmigen Ambulacren 5 Aeste, wie bei *Glyptocystis* (Genus 44, mit 25 Brachien).

In dem zweiten Fragmente, Fig. 32—34, giebt jeder Subvektor 6 Aeste ab, wie bei *Palmacystis* (Genus 45, mit 30 Brachien).

III. Craterina bohemica (12, pag. 125, Pl. 17, II, Fig. 5, 7; Pl. 34, Fig. 19, 20). Die Abbildungen beziehen sich auf zwei isolirte Fragmente, deren Zugehörigkeit zu *Craterina* nicht im mindesten erwiesen, ja sogar höchst unwahrscheinlich ist. *Craterina* (von welcher BARRANDE Hunderte von grossen und wohl erhaltenen Kapseln sammelte!) zeichnet sich vor allen anderen *Aristocystiden* dadurch aus, dass fast immer nur die Dorsal-Theca (= „Kelch") erhalten ist, fast niemals dagegen die Ventral-Theca (= „Kelchdecke"); die Darstellung der letzteren ist in den wenigen Fällen, wo sie spurweise vorhanden war, ganz unsicher und ungenügend. Der dickwandige Kelch bildet einen flachen, umgekehrten Kegel oder „Krater", dessen verdünnte Basis unten durch einen Insertionszapfen befestigt ist. Die konische Kelchhöhle öffnet sich aber durch eine weite kreisrunde Mündung, die nach meiner Ansicht von einer weichhäutigen (oder nur unvollständig mit kleinen Plättchen gepflasterten) Kelchdecke verschlossen war; die wichtigen Oeffnungen in derselben (der centrale Mund, der excentrische After, und zwischen beiden der Gonoporus) sind niemals deutlich erhalten. Dass die abgebildeten „Hydrophora palmata" in einer solchen Kelchdecke gelegen haben sollten, ist von vornherein höchst unwahrscheinlich; man darf diese Frage aber sicher verneinen, wenn man den ungenügenden Text von BARRANDE mit seinen sorgfältigen und objektiven Abbildungen kritisch vergleicht. Die eine isolirte Tafel mit einem Ambulacrum (12, Pl. 17, Fig. 5—7), ist sicher zufällig in den leeren Kelch einer *Craterina* hineingefallen. Von dem anderen, sehr schlecht konservirten Kelche (Pl. 34, Fig. 19, 20) ist es überhaupt ganz zweifelhaft, ob er zu *Craterina* gehört; sollte dies auch der Fall sein, so würde die einzige, daran erkennbare Tafel, mit einem Ambulacrum, ebenfalls zufällig hineingerathen sein. Auch diese Fragmente gehören sicher einer Glyptocystide an.

Erste Familie der Cystoideen:

Pomocystida, E. HAECKEL, 1895.

Pomocystida, E. HAECKEL 50, pag. 9.
Sphaeronitida, M. NEUMAYR, 1889, 8, pag. 415 (pro parte!).
Sphaeronitida, ZITTEL, 1895, 7, pag. 153 (pro parte!).

Familien-Charakter: Cystoideen mit monaxoner, meistens kugeliger oder birnförmiger Theca. Platten-Panzer aus zahlreichen irregulären (meist Doppelporen tragenden) Täfelchen zusammengesetzt. Theca mit vertikaler Hauptaxe, unten am Aboral-Pol aufgewachsen oder kurz gestielt, oben am Oral-Pol mit einem kleinen,

subregulär fünfstrahligen Anthodium. Vom Munde gehen fünf kurze Ambulacral-Rinnen aus, die wenige (2—5, selten mehr) Aeste tragen; am Ende jedes Astes eine Pinnulette. After dicht neben dem Munde, zwischen beiden rechts der Gonoporus.

Die Familie der Pomocystiden habe ich (1895, l. c.) für einen Theil von jenen ältesten und primitivsten Formen der ächten Cystoideen aufgestellt, welche bisher (nach dem Vorgange von NEUMAYR) als *Sphaeronitida* zusammengefasst wurden. Sie unterscheiden sich aber von einem anderen Theile dieser letzteren, von den nächstfolgenden *Fungocystida*, sehr wesentlich durch die ganz primitive Bildung der Ambulacren, deren phylogenetische Entstehung und Ausbildung hier vom ersten Anfang an zu verfolgen ist. Die *Pomocystiden* besitzen daher eine ganz hervorragende morphologische Bedeutung; sie können nicht allein als die Stammgruppe der ächten Cystoideen betrachtet werden, sondern aller Echinodermen mit Ambulacral-Feldern — also eigentlich als die ältesten Ahnen des ganzen Stammes, mit Ausschluss der noch älteren Amphorideen (und wahrscheinlich auch der Holothurien). Als wichtigster und ältester Typus dieser Familie ist die Gattung *Sphaeronites* (im weiteren Sinne!) zu betrachten, deren typischer Körperbau namentlich von ANGELIN vortrefflich dargestellt ist (13, Tab. XI). Die meisten Arten stammen aus dem Unter-Silur von Schweden, nur die böhmische *Proteocystis* ist jünger (devonisch).

Die Theca der Pomocystiden ist meistens kugelig oder subsphärisch, oft auch eiförmig oder birnförmig, seltener keulenförmig. Gewöhnlich ist sie am Aboral-Pol durch einen kurzen, dicken Stiel befestigt; bisweilen auch stiellos, mit breiter Basis aufsitzend. Die zahlreichen kleinen Panzer-Platten, welche die Kapsel zusammensetzen, sind meistens ganz irregulär-polygonal, seltener subregulär-hexagonal; sie sind stets mit Doppelporen ausgestattet, und zwar trägt gewöhnlich jede Platte viele Doppelporen ohne bestimmte Anordnung (vergl. pag. 19, 22). Bisweilen jedoch liegen die länglichen Gruben der Doppel-Poren in Meridian-Linien (*Pomosphaera oblonga*). Unten geht die Tafelbekleidung unverändert auf den kurzen, dicken Stiel über, der nur den engeren Basal-Theil der Kapsel darstellt.

Das Anthodium der Pomocystiden ist von ganz besonderem Interesse; es nimmt meistens nur einen sehr beschränkten Raum am Oral-Pole der Kapsel ein und setzt sich als ein pentagonaler Mundschild scharf von dem umgebenden Panzer ab. Oft ist das vertiefte Peristom-Feld von einem erhabenen Ringwall und Graben umgeben. Die circorale Ambulacral-Rinne bildet um die centrale Mundöffnung keinen geschlossenen Ring, sondern einen hufeisenförmigen Bogen, der nach hinten, gegen den After, offen ist; sie wiederholt die charakteristische Bogenform der Hydrocoel-Sichel, welche bei den palingenetischen Pentactula-Larven aller Echinodermen den Schlund umwächst. Wie bei dieser letzteren, gehen vom konvexen Rande des Bogens fünf divergirende kurze Kanäle aus, welche sich zu den fünf Primär-Tentakeln begeben. Die Mundrinne des Bogens erscheint aber in zwei verschiedenen Formen; ursprünglich ist sie dreispaltig (so bei *Sphaeronites globulus* und *Pomocystis sulcifera*); der unpaare, vordere Ast (dem After gegenüber) bleibt einfach und geht zum Frontal-Tentakel; die beiden paarigen, seitlichen Aeste gabeln sich und versorgen

die vier paarigen Tentakeln (zwei vordere, laterale und zwei hintere, posterale); — wenn aber die Gabelung schon an der Basis stattfindet, und die fünf Aeste auseinander rücken, wird die Mundrinne fünfspaltig (so bei *Eucystis* und *Proteocystis*).

Die fünf kurzen, feinen Ambulacral-Rinnen bleiben nur bei der Stamm-Gattung *Pomonites* einfach, und die einfache Gelenkfacette an deren Distal-Ende zeigt an, dass hier der Mund von fünf einfachen Tentakeln und Pinnuletten umgeben war. Bei allen übrigen (— bisher als Species von *Sphaeronites* unterschiedenen —) Formen theilt sich jede der fünf perradialen Mundrinnen in je 2—5 divergente Aeste, und am Ende jedes Astes zeigt sich eine deutliche Gelenk-Facette, auf welcher eine Pinnulette als Stütze eines Tentakels sass. Die verschiedenen Modi dieser Verzweigung sind von hohem morphologischen Interesse, da sie in mehreren Gattungen dieser Familie verschiedene Zustände der Ambulacren-Genese bleibend darstellen, welche in der Ontogenie höheren Echinodermen aufeinander folgen. Auf Grund dieser Anschauung scheint es mir nützlich, in dieser Familie die nachstehend charakterisirten sechs Genera zu unterscheiden.

Alle Pomocystiden besitzen drei Kapsel-Oeffnungen, welche sehr nahe bei einander liegen; der grosse excentrische After unmittelbar hinter dem Munde, und zwischen beiden auf der rechten Seite (gleich hinter dem rechten posteralen Ambulacrum) der kleine Gonoporus. An gut erhaltenen Exemplaren sind alle drei Oeffnungen mit einer Klappen-Pyramide versehen, z. B. bei *Sphaeronites ovalis* (Vergl. Fig. 6—11). Die Zahl der Klappen beträgt am Munde stets fünf (— die unpaare posterale grösser als die vier paarigen lateralen —); am After ist die Zahl wechselnd (3—9), ebenso auch am Gonoporus (3—5). Die jüngste Gattung, *Proteocystis*, zeichnet sich vor den übrigen Pomocystiden dadurch aus, dass die drei Thecal-Ostien sich weiter von einander entfernen; auch ist hier zwischen Mund und Gonoporus eine vierte, schlitzförmige Oeffnung sichtbar, wahrscheinlich der Hydroporus (Fig. 11 h).

Genera der Pomocystida.

Pomocystiden-Genus:	Typische Species	Zahl der Tentakeln	Form der Subvektoren	Text-Figur (Peristom)
1. **Pomonites**	*pentactaea*	5	einfach	6
2. **Sphaeronites**	*pomum*	10	dichotom	7
3. **Pomocystis**	*uva*	15	trichotom	8
4. **Pomosphaera**	*oblonga*	20	vierästig	9
5. **Eucystis**	*raripunctata*	25	fünfästig	10
6. **Proteocystis**	*flava*	Variat.	irregulär	11

1. Genus: **Pomonites**, E. HAECKEL (nov. gen.).

Pomocystida mit fünf Tentakeln und Pinnuletten, je einer am Ende der fünf kurzen einfachen Subvektoren (oder thecalen Ambulacral-Furchen).

Species typica: **Pomonites pentactaea**, E. HAECKEL (nov. spec.). Fig. 6.

Fundort: Unter-Silur von Skandinavien.

Das Genus *Pomonites* kann als die gemeinsame Stammgattung aller pentaradialen Cystoideen betrachtet werden; es ist die einfachste und älteste Form dieser

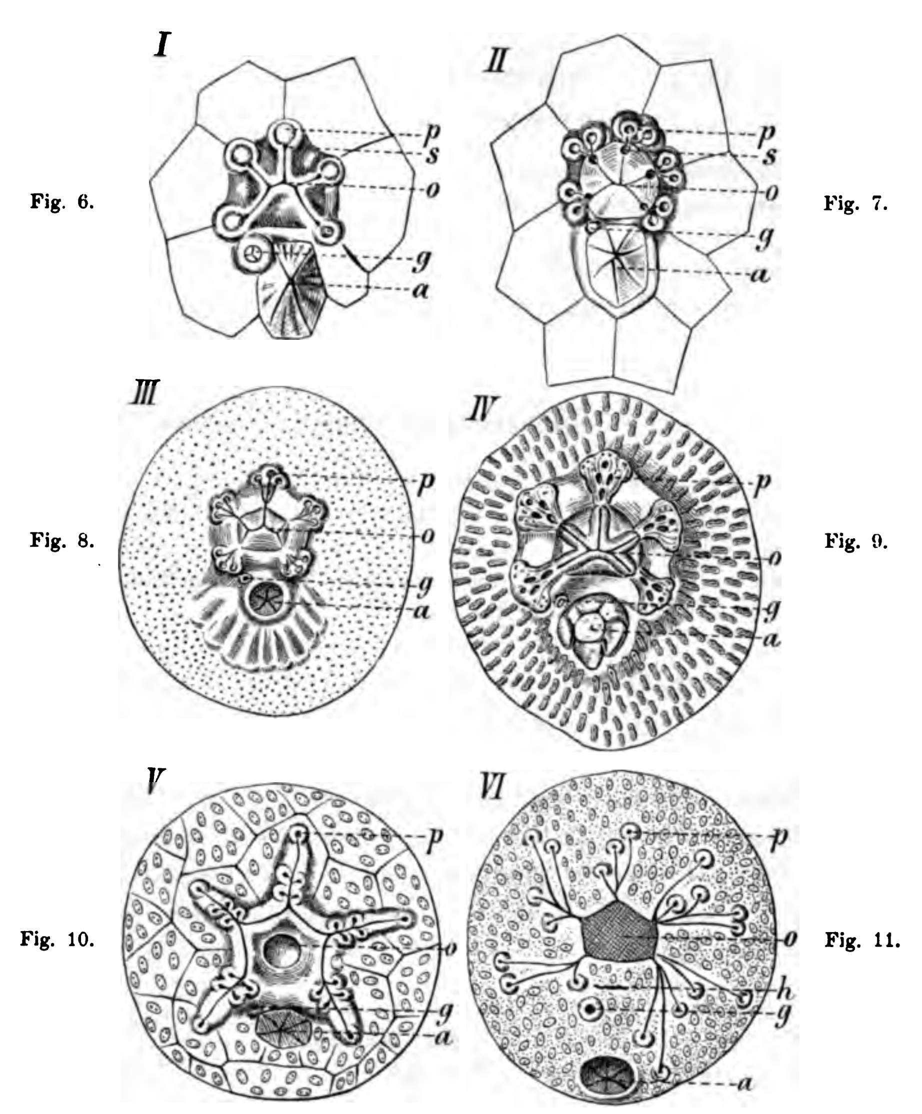


Fig. 6—11.

Peristom der sechs Genera der Pomocystiden, von oben gesehen, vergr. o Mund, a After, g Gonoporus, s Subvektoren (oder Ambulacral-Rinnen), p Insertionen der Tentakeln (Pinnuletten).

Fig. 6. **Pomonites pentactaea**. Fig. 7. **Sphaeronites pomum**. Fig. 8. **Pomocystis uva**. Fig. 9. **Pomosphaera oblonga**. Fig. 10. **Eucystis raripunctata**. Fig. 11. **Proteocystis flava**. Grösstentheils nach ANGELIN (13, Tab. XI).

Klasse und schliesst sich unmittelbar an die Amphorideen-Ahnen an, und zwar an *Pentactaea*. Die fünf kurzen Ambulacral-Rinnen sind hier noch ganz einfach, unverzweigt, und am Distal-Ende einer jeden steht eine einzige Gelenk-Facette, zur Auf-

nahme einer einzigen Pinnulette; der Mund war nur von den fünf Primär-Tentakeln umgeben. Wir können *Pomonites* von der Ahnen-Gattung *Pentactaea* einfach dadurch ableiten, dass die fünf Protentakeln der letzteren (mit ihren Pinnuletten) beginnen, sich von den fünf Mundecken zu entfernen und in centrifugaler Direktion auf die Kelchwand hinüber zu wandern.

2. Genus: **Sphaeronites**, HISINGER, 1837.

Text-Figur 7 (pag. 97).

Sphaeronites, HISINGER, 1837; Lethaea Suecica, pag. 91.
Sphaeronis, ANGELIN, 1878; 13, pag. 30, Tab. XI.

Pomocystida mit zehn Tentakeln und Pinnuletten, je ein Paar am Ende der fünf kurzen gabeltheiligen Subvektoren oder Ambulacral-Furchen.

Species typica: **Sphaeronites pomum**, HISINGER, 1837.

Sphaeronites pomum, HISINGER, Lethaea Suecica, pag. 91, Tab. XXV, Fig. 7.
Sphaeronites pomum, ANGELIN, 13, pag. 30, Taf. XI, Fig. 12; Tab. XXVII, Fig. 14, 16; Tab. XXVIII, Fig. 10—10 b.
Echinus pomum, GYLLENHALL, 1772; Vetensk. Acad. Stockholm Handl. pag. 242, Tab. VIII, Fig. 1—3.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien und Russland.

Das Genus *Sphaeronites* (— ursprünglich unsere sämmtlichen *Pomocystida* umfassend —) beschränken wir hier auf diejenigen Formen, deren kurze Ambulacral-Rinnen am Distal-Ende in ein paar kurze Gabel-Aeste ausgehen, und welche demnach 10 Pinnuletten und dadurch gestützte Tentakeln trugen. ANGELIN, welcher die genauesten Darstellungen des Anthodiums von Pomocystiden gegeben hat, definirt sein *Sphaeronis*: „Area ambulacralis pentagona, vallo circumdata; paria brachiolorum quinque“. Unter den von ihm abgebildeten *Sphaeronis*-Arten besitzen diese Decamerie der Tentakeln:

1. *Sphaeronites pomum*, ANGELIN; 13, Tab. XI, Fig. 11, 12.
2. *Sphaeronites globulus*, ANGELIN; 13, Tab. XI, Fig. 7—10.
3. *Sphaeronites ovalis*, ANGELIN; 13, Tab. XI, Fig. 13—16.

3. Genus: **Pomocystis**, E. HAECKEL, 1895.

Pomocystis, E. HAECKEL; Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen, 50, pag. 9.

Text-Figur 8 (pag. 97).

Pomocystida mit 15 Tentakeln und Pinnuletten, je 3 am Ende jeder der 5 kurzen Ambulacral-Furchen (ein unpaarer terminaler und ein paar laterale).

Species typica: **Pomocystis uva,** E. HAECKEL.

Sphaeronis uva, ANGELIN, 13, pag. 31, Tab. XI, Fig. 23, 24.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien (Dalecarlien).

Das Genus *Pomocystis* umfasst jene, bisher zu *Sphaeronites* gestellten Pomocystiden, deren Anthodium einen Kranz von 15 Pinnuletten trägt. Dieses phylogenetische Stadium entspricht jener wichtigen ontogenetischen Stufe, auf welcher bei vielen Echinodermen die *Pentactula* 15 Tentakeln trägt. Jeder der fünf primären (perradialen) Tentakeln hat an der Basis ein paar laterale Aeste getrieben und hat sich dabei von seiner Insertions-Basis in distaler Richtung entfernt. Unter den silurischen von ANGELIN sehr genau abgebildeten Arten seines Genus *Sphaeronis* (— im weiteren Sinne! —) zeigen diese typische Pentadecal-Bildung drei Species:

1. *Pomocystis uva*, ANGELIN, 13, Tab. XI, Fig. 23, 24.
2. *Pomocystis sulcifera*, ANGELIN, 13, Tab. XI, Fig. 19, 20.
3. *Pomocystis minuta*, ANGELIN, 13, Tab. XI, Fig. 21, 22.

4. Genus: **Pomosphaera,** E. HAECKEL, (nov. gen.).

Text-Figur 9 (pag. 97).

Pomocystida mit 20 Tentakeln und Pinnuletten, je vier an jeder der fünf kurzen Ambulacral-Furchen: zwei unpaare (perradiale) und zwei paarige (laterale).

Species typica: **Pomosphaera oblonga,** E. HAECKEL.

Sphaeronis oblonga, ANGELIN; 13, pag. 30, Tab. XI, Fig. 17, 18.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien (Dalecarlien).

Das Genus *Pomosphaera* gründen wir für jene Formen von *Sphaeronites*, deren Anthodium 20 Pinnuletten und Tentakeln trägt. Jede der 5 kurzen Ambulacral-Rinnen zeigt vier Gelenk-Facetten, von denen zwei unpaare perradial liegen, die zwei paarigen zwischen diesen lateral (adradial); von den beiden unpaaren Tentakeln ist der distale als der ausgewanderte Primär-Tentakel zu deuten, der proximale als der jüngste der vier Tentakeln. Der typische Vertreter dieser Gattung, *Pomosphaera oblonga*, von welchem ANGELIN (l. c.) eine sehr gute Abbildung gegeben hat, zeichnet sich durch auffallend radiale Anordnung der zahlreichen, grossen und dicht gedrängten Doppelporen aus (vergl. die Copie Fig. 9, pag. 97).

5. Genus: **Eucystis,** ANGELIN, 1878.

Eucystis, ANGELIN, 13, pag. 31, Tab. XI, Fig. 25—28.
Text-Figur 10 (pag. 97).

Pomocystida mit 25 Tentakeln und Pinnuletten, je fünf an jeder der fünf kurzen Ambulacral-Furchen (ein unpaarer terminaler und zwei Paar laterale).

Species typica: **Eucystis raripunctata**, ANGELIN, 1878.

Eucystis raripunctata, ANGELIN, 13, pag. 31, Tab. XI, Fig. 25—28.
Fundort: **Unter-Silur** von Skandinavien (Dalecarlien).

Das Genus *Eucystis* wurde von ANGELIN (l. c.) für die kleine Species *raripunctata* gegründet. Die beiden Figuren, welche er vom Anthodium giebt (Fig. 26, 28), stimmen nicht genau überein und rühren wahrscheinlich von verschiedenen Individuen her. Aus der Vergleichung mit einem anderen schwedischen Exemplar ziehe ich den Schluss, dass diese Art in entwickeltem Zustande 25 Tentakeln besitzt, mithin dauernd jenen bedeutungsvollen Zustand repräsentirt, welcher in der Ontogenie vieler höheren Echinodermen beim Beginne der Ambulacren-Ausdehnung rekapitulirt wird (Pentapalmar-Stadium). Der Primär-Tentakel (am Distal-Ende der Ambulacral-Rinne) hat sich weiter vom Munde entfernt und hat im Proximal-Theil seines Verlaufes zwei Paar laterale Aeste getrieben; das proximale Paar ist das jüngste.

6. Genus: **Proteocystis**, BARRANDE, 1887.

Proteocystites, BARRANDE, 12, pag. 78, Pl. 29—31.
Text-Figur 11 (pag. 97).

Pomocystida mit einer variabeln und irregulären Zahl von Tentakeln und Pinnuletten, meistens zwischen 15 und 25; die Zahl und Anordnung derselben an den fünf kurzen Ambulacral-Furchen ist verschieden und wechselnd.

Species typica: **Proteocystis flava**, BARRANDE, 1887.

Proteocystites flavus, BARRANDE, 12, pag. 80; Pl. 29 I, 30, 31 II.
Fundort: **Unter-Devon** von Böhmen.

Das Genus *Proteocystis* (= *Proteocystites*) wird durch jene Pomocystiden gebildet, welche sich vor den übrigen Formen dieser Familie durch die unregelmässige Verästelung der kurzen Ambulacral-Rinnen auszeichnen und die veränderliche Zahl der Pinnuletten, welche an den Enden ihrer kurzen Aeste stehen. Die Gattung Proteocystis bildet dadurch den Uebergang von den regulären typischen *Pomocystiden* zu den irregulären *Glyptosphaeriden* (pag. 101). Sie nähert sich diesen letzteren auch dadurch, dass der excentrische After sich weiter von dem centralen Munde entfernt und dass der Gonoporus zwischen beiden Darmöffnungen ungefähr in der Mitte liegt, und zwar etwas rechts von der ventralen Median-Linie. Zwischen der kleinen kreisrunden Geschlechtsöffnung und der grossen fünfeckigen Mundöffnung (jedoch näher der ersteren) ist oft ein transversaler Schlitz sichtbar, wahrscheinlich der Hydroporus. Die fünf kurzen Ambulacral-Rinnen, welche von den fünf Mundecken ausgehen, theilen sich an der Basis in je 2—5 divergirende Aeste; die Länge, die Anordnung und der bogenförmige Verlauf dieser Aeste ist sehr variabel, oft selbst in den fünf Ambulacren eines und desselben Individuums sehr verschieden.

Am Ende jedes fadenförmigen Astes findet sich eine tiefe kreisrunde Gelenk-Facette, zur Insertion einer Pinnulette. Die Theca von *Proteocystis* ist im Ganzen birnförmig, jedoch von sehr variabler Gestalt, bald nahezu kugelig, bald mehr gestreckt keulenförmig. Die obere Anthodial-Fläche ist abgestutzt; das untere Basal-Ende läuft in einen kurzen dicken Stiel aus. Die zahlreichen polygonalen Panzerplatten sind bald irregulär, bald mehr regulär; die Zahl, Form und Anordnung der Doppel-Poren auf denselben ist sehr variabel; man könnte danach wohl mehrere Species unterscheiden.

1. *Proteocystis flava*, BARRANDE; l. c. Pl, 30, Fig. 1—22. Panzer-Platten irregulär, mit polygonalen Tafeln.
2. *Proteocystis Barrandena*, HAECKEL; l. c. Pl. 30, Fig. 23—26. Panzer-Platten subregulär, mit hexagonalen Tafeln.

Zweite Familie der Cystoideen:

Fungocystida, E. HAECKEL, 1895.

Fungocystida, E. HAECKEL, 1895, 50, pag. 9.
Sphaeronitida, NEUMAYR, 1889, 8, pag. 415 (pro parte!)
Sphaeronitida, ZITTEL, 1895, 7, pag. 153 (pro parte!)
Glyptosphaerida, E. HAECKEL, 1895, 50, pag. 9.

Familien-Charakter: Cystoideen mit monaxoner, meist kugeliger oder birnförmiger Theca. Platten-Panzer aus zahlreichen irregulären (meist Doppelporen tragenden) Täfelchen zusammengesetzt. Theca mit vertikaler Hauptaxe, unten am Aboral-Pol aufgewachsen (oder im Alter frei). Oben gehen vom Munde drei oder fünf lange Ambulacral-Rinnen aus, welche sich meist unregelmässig verästeln und weit über die Kapsel hinkriechen; am Ende jedes Astes eine Pinnulette. After vom Munde entfernt, zwischen beiden in der Mitte der Gonoporus.

Die Familie der Fungocystida (= *Glyptosphaerida*) habe ich (1895) für jene primitive Gruppe von ächten Cystoideen gegründet, als deren typische Vertreter die untersilurischen Genera *Glyptosphaera*, *Protocrinus* und *Fungocystis* zu betrachten sind. Ausserdem gehören dazu wahrscheinlich noch die beiden Genera *Malocystis* und *Amygdalocystis*, aus dem Unter-Silur von Canada. Bisher wurden diese Cystoideen mit den *Sphaeronitiden* vereinigt; sie unterscheiden sich aber von den *Pomocystiden* durch die eigenthümliche, viel weiter gehende Ausbildung der Ambulacren. Diese verlängern sich und kriechen in unregelmässiger Form und Vertheilung über weite Strecken der Kapsel hin, oft bis nahe an den Aboral-Pol; dabei kreuzen sie oft die Tafel-Nähte und geben in weitläufiger Anordnung und in sehr unregelmässiger Vertheilung kurze Seitenäste ab. Am distalen Ende jedes Astes findet sich eine Gelenk-Facette, auf welcher eine Pinnulette und ein Tentakel stand. Die Zahl derselben ist sehr variabel und unbestimmt, ein weiterer Unterschied von den Pomocystiden.

Bei den meisten Fungocystiden stehen die Pinnulae nur in einer Reihe (*uniserial*) an einem Rande der Ambulacral-Rinne (am linken!) —; nur bei *Fungocystis* stehen sie in zwei alternirenden Reihen (*biserial*). Die gegliederten Pinnuletten sind selten erhalten.

Die Theca der Fungocystiden ist meistens kugelig oder rundlich-eiförmig, seltener keulenförmig, nach unten verdünnt (*Fungocystis*), oder mandelförmig, von zwei Seiten komprimirt (*Amygdalocystis*). Die Grösse ist ansehnlich; der Durchmesser der Kugel erreicht bei *Glyptosphaera* — einer der grössten Cystoideen — 6—8 cm. Meistens ist die Kapsel unten am Aboral-Pol aufgewachsen, bisweilen mittelst eines kurzen Stieles befestigt; bei einigen Arten (*Protocrinus*) wird sie im Alter frei. Die Panzerplatten der Kapselwand sind gewöhnlich sehr zahlreich und irregulär polygonal, ohne jede bestimmte Anordnung. Bei *Glyptosphaera* tragen sie sehr zahlreiche, bei *Protocrinus* weniger zahlreiche Doppel-Poren; bei *Fungocystis*, wo die Poren einfach sind, ist eine innere und äussere Deckschicht nachgewiesen. Bei *Malocystis* und *Amygdalocystis* sollen die Poren fehlen.

Kapsel-Oeffnungen finden sich bei *Glyptosphaera* vier: zwischen dem centralen Munde und dem excentrischen After liegt in der ventralen Mittellinie (oder etwas rechts neben dieser) der kleine runde Gonoporus, und zwischen diesem und dem Munde eine dreieckige oder rhombische Platte („Rhombus"); schon VOLBORTH, der erste Beobachter derselben, hatte sie vor 50 Jahren als „Madreporen-Platte" gedeutet (16, pag. 189), wahrscheinlich mit Recht. Bei den übrigen Fungocystiden ist dieser Madreporit nicht beobachtet; vielleicht ist hier der Hydroporus mit dem Gonoporus vereinigt. Bei den (— schlecht konservirten! —) canadischen Gattungen *Malocystis* und *Amygdalocystis* werden nur Mund und After abgebildet. Der Mund ist meistens von (3 oder 5) Platten umgeben, der After mit einer Klappen-Pyramide bedeckt und meistens weiter vom Mund entfernt, als bei den Pomocystiden. Wie bei diesen, so geht auch hier die triradiale Mundbildung der pentaradialen voraus.

System der Fungocystida.

3 Ambulacra vom dreispaltigen Munde abgehend, ein unpaares frontales und zwei paarige gabeltheilige. (Alle 5 Ambulacral-Rinnen uniserial, mit Aesten an einem Rande.)	Theca kugelig, mit Doppel-Poren, mit 4 Ostien.	1. **Glyptosphaera** (*Leuchtenbergi*).
	Theca kugelig, mit Doppel-Poren, mit 3 Ostien.	2. **Protocrinus** (*fragum*).
5 Ambulacra getrennt vom Munde ausgehend, biserial (mit alternirenden Aesten an beiden Rändern).	Theca birnförmig, mit einfachen Poren, mit 3 Ostien.	3. **Fungocystis** (*rarissima*).
Weder 3 noch 5 Ambulacra (bald nur 2, bald 7—9), uniserial, unregelmässig verlaufend.	Theca kugelig, mit 2 Ostien und mit 7—9 gewundenen Ambulacren.	4. **Malocystis** (*Murchisoni*).
	Theca mandelförmig, komprimirt, mit 2 Ostien und mit 2 gegenständigen Ambulacren.	5. **Amygdalocystis** (*florealis*).

7. Genus: **Glyptosphaera**, JOHANNES MÜLLER, 1854.

Glyptosphaerites, JOHANNES MÜLLER, 1854, 25, pag. 66.
Text-Figur 12.

Fungocystida mit kugeliger oder eiförmiger Theca, die an der aboralen Basis durch einen kurzen Stiel befestigt ist. Mund von fünf Klappen umgeben. Von der dreieckigen Mundspalte gehen drei lange Ambulacral-Rinnen aus, von denen die unpaare (frontale) einfach bleibt, die beiden paarigen sich alsbald gabeln; die fünf Rinnen sind von ungleicher Länge, unregelmässig gebogen und meist nur an einer Seite mit Aesten besetzt (am linken Rinnenrand). Zwischen Mund und Gonoporus ein dreieckiger oder rhombischer Madreporit.

Species typica: **Glyptosphaera Leuchtenbergi**, JOH. MÜLLER.

Glyptosphaerites Leuchtenbergi, JOH. MÜLLER, 25, pag. 66.
Glyptosphaera Leuchtenbergi, ANGELIN, 1878; 13, pag. 31, Tab. XI, Fig. 1—4.
Sphaeronites Leuchtenbergi, VOLBORTH, 1846, 16, pag. 187, Taf. X, Fig. 1—7.
Sphaeronites Leuchtenbergi, QUENSTEDT, 27, pag. 692, Tab. 114, Fig. 10—16.
Fundort: Unter-Silur von Skandinavien und Russland.

Das Genus *Glyptosphaera* (= *Glyptosphaerites*) gründete J. MÜLLER für eine der ansehnlichsten Cystoideen-Formen, deren kugelige Kapsel über 7 cm Durchmesser erreichen kann; sie wurde anfänglich zu *Sphaeronites* gestellt. Von der dreieckigen Mundspalte gehen zunächst drei primäre Ambulacral-Rinnen oder Subvektoren aus; von diesen bleibt die unpaare frontale (dem After gegenüber liegende) einfach; die beiden paarigen dagegen gabeln sich alsbald in einen vorderen (lateralen) und hinteren (posteralen) Ast. Die fünf Rinnen kriechen divergirend über die Theca fort und geben in unregelmässigen Windungen kurze Seitenäste ab; diese liegen gewöhnlich nur auf einer Seite der Rinne und zwar auf der linken. Die vier Oeffnungen der Kapsel sind bei dieser Gattung sehr deutlich und liegen ziemlich weit auseinander. Der Hydroporus erscheint in Form eines dreieckigen oder rhombischen, fein quergestreiften Madreporiten und liegt rechts von der ventralen Mittellinie, zwischen dem Mund und dem kleinen kreisrunden Gonoporus (vergl. oben pag. 83).

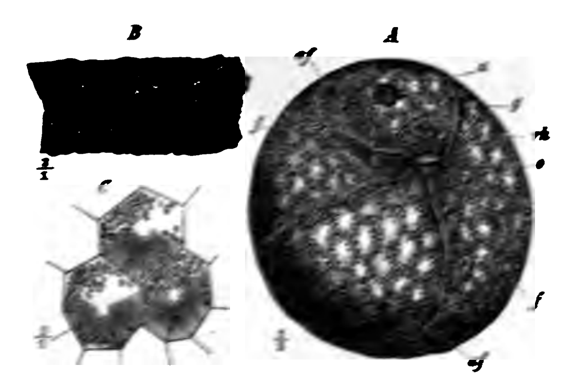


Fig. 12.
Glyptosphaera Leuchtenbergii (nach VOLBORTH).
A die Theca, schräg von der Frontal-Seite und von oben gesehen. o Mund, a After, g Gonoporus, rh Hydroporus („Rhombus"), af Subvektoren oder Ambulacral-Furchen der Theca. f Panzer-Platten (Facetten). Fig. B drei Panzer-Platten, C dieselben stärker vergrössert, um die Doppel-Poren zu zeigen.

8. Genus: **Protocrinus**, EICHWALD, 1840.

Protocrinites, EICHWALD, 1840, Silur. Schichten in Esthland, pag. 185.

Fungocystida mit kugeliger oder eiförmiger Theca, die in der Jugend unten aufgewachsen, im Alter frei ist. Mund von drei Klappen umgeben. Von der dreieckigen Mundspalte gehen drei lange Ambulacral-Rinnen aus, von denen die unpaare (frontale) einfach bleibt, die beiden paarigen sich alsbald gabeln; die fünf Rinnen sind von ungleicher Länge, unregelmässig gebogen und meist nur an einer Seite mit Aesten besetzt (am linken Rinnen-Rand). Zwischen Mund und Gonoporus kein Madreporit (keine „vierte Oeffnung").

Species typica: **Protocrinus fragum**, EICHWALD, 1860, 17, pag. 621.

Protocrinites oviformis, VOLBORTH (— non EICHWALD!! —), 1846; 16, pag. 191, Taf. X, Fig. 8—11.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Protocrinus* (= *Protocrinites*) steht der vorhergehenden *Glyptosphaera* sehr nahe und theilt mit ihr die dreispaltige Mundöffnung und den triradialen Ursprung der fünf ungleichen Ambulacren sowie den uniserialen Ursprung der Seitenästchen, an dem linken Rande der letzteren. Jedoch ist die Madreporen-Platte, welche bei *Glyptosphaera* so deutlich zwischen Mund und Gonoporus hervortritt, bei *Protocrinus* nicht selbstständig entwickelt; sie scheint hier mit der Geschlechtsöffnung verschmolzen zu sein. Ausserdem scheint auch *Protocrinus* nur in der Jugend festzusitzen, im Alter frei zu sein. Von dieser Gattung hat EICHWALD (l. c.) zwei verschiedene Species beschrieben:



Fig. 13.
Protocrinus fragum (nach VOLBORTH).
Ansicht von oben. Das Anthodium nimmt die ganze obere Hemisphäre der Theca ein. 1 Gonoporus, 2 After mit der Klappen-Pyramide, 3 Subvektoren (oder Ambulacral-Rinnen).

1. Protocrinus fragum, EICHWALD, 17, Lethaea Rossica, pag. 621; = *Protocrinites oviformis*, VOLBORTH, 1846, 16, pag. 191, Taf. X, Fig. 8—11. (— LANG, 5, pag. 900, Fig. 641). Theca kugelig oder fast halbkugelig; Vertikal-Axe kürzer oder eben so lang als die horizontale.

2. Protocrinus oviformis, EICHWALD, 1840. Lethaea Rossica, pag. 622, Tab. 32, Fig. 14 a—c. Theca eiförmig oder ellipsoid; Vertikal-Axe bedeutend länger als die horizontale.

9. Genus: **Fungocystis**, BARRANDE, 1887.

Fungocystites, BARRANDE, 12, pag. 157.

Fungocystida mit keulenförmiger oder eiförmiger Theca, deren unterer Theil mit abgestutzter Basis aufsitzt. Von der fünfeckigen Mundöffnung gehen getrennt

fünf lange, im Zickzack gebogene Ambulacral-Rinnen aus, welche an beiden Seiten zahlreiche, regelmässig alternirende Aeste abgeben. Zwischen Mund und Gonoporus kein Madreporit.

Species typica: **Fungocystis rarissima,** BARRANDE, 1887.

Fungocystites rarissimus, BARRANDE, 12, pag. 157, Pl. 17, I, Fig. 1—10.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 4).

Das Genus *Fungocystis* unterscheidet sich von den übrigen Gattungen dieser Familie durch die regelmässige Bildung der fünf langen Ambulacral-Kanäle, welche getrennt von dem fünfeckigen Munde abgehen und in Zickzacklinien bis gegen den Aboral-Pol verlaufen; ihre kurzen Aeste gehen nicht auf einer, sondern auf beiden Seiten der Prinzipal-Kanäle, in regelmässigen Abständen ab. Zwischen Mund und After liegt ein ansehnlicher, bogenförmiger Schlitz, wahrscheinlich der Gonoporus, verbunden mit dem Hydroporus; die Konkavität des Bogens ist gegen die Mundöffnung gekehrt.

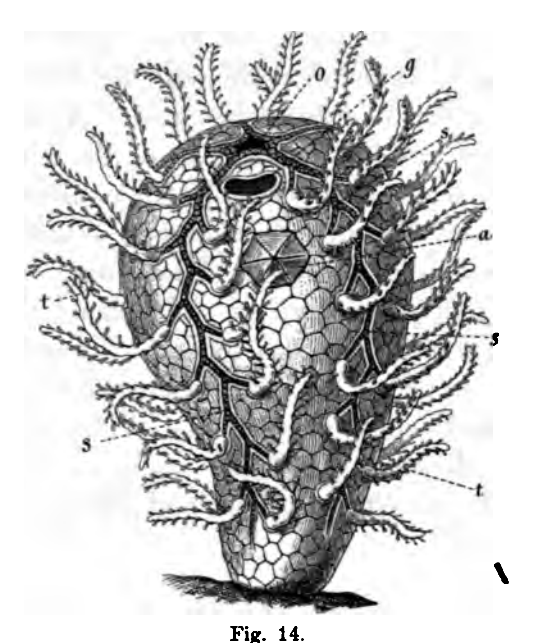


Fig. 14.
Fungocystis rarissima, nach BARRANDE, restaurirt.
An den alternirenden Aesten der Subvektoren sind die Tentakeln hypothetisch eingezeichnet, dagegen die Pinnuletten nicht angegeben. o Mund, a After, g Gonoporus, s Subvektoren, t Tentakeln.

10. Genus: **Malocystis,** BILLINGS, 1858.

Malocystites, BILLINGS, 1858, Geol. Survey Canada, Dec. III, pag. 66.

Fungocystida mit kugeliger oder rundlich eiförmiger Theca, welche am Basal-Pol durch einen kurzen Stiel aufsitzt. Von der centralen Mundöffnung gehen mehrere lange Ambulacral-Rinnen aus, welche sich unregelmässig verzweigen und gabeln, und gewunden (theilweise in Spiralen) über die Kapselfläche bis gegen die Basis verlaufen; nur an einem Rande eine Reihe von Pinnuletten. Zwischen Mund und After ist keine dritte Oeffnung sichtbar.

Species typica: **Malocystis Murchisoni,** BILLINGS, 1858.

Malocystites Murchisoni, BILLINGS; 15, pag. 66, Pl. VII, Fig. 1a—1f.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika (Canada).

Das Genus *Malocystis* (= *Malocystites*) ist nebst dem folgenden *Amygdalocystis* von BILLINGS im Unter-Silur von Canada gefunden, aber so unvollständig

beschrieben, dass die Stellung beider Gattungen in der Familie der Fungocystiden noch zweifelhaft erscheint. Die zahlreichen polygonalen Platten der Panzerkapsel sollen solid, nicht porös sein (wie in den vorhergehenden Gattungen). Zwischen dem centralen Mund (= „Ambulacral-Oeffnung") und dem excentrischen After (= „Mundöffnung", Billings) ist keine dritte Oeffnung sichtbar. Ueber die Beschaffenheit der langen Ambulacral-Rinnen, die Billings als „*Recumbent arms*" beschreibt, lässt sich nach den Widersprüchen seiner Abbildungen kein klares Urtheil gewinnen; angeblich sollen gewöhnlich acht Arme da sein, welche in zwei Bündeln von je vier an beiden Enden der Mundspalte (= „ambulacral groove") stehen; die Arme sollen sich unregelmässig theilen und in langen Windungen (zum Theil in Spiralen) über den ganzen Kelch weg kriechen. Wenn man aber die sechs Figuren 1 a bis 1 f (l. c.) kritisch vergleicht, so wird es wahrscheinlich, dass vom Munde fünf Ambulacral-Rinnen ausgehen und dass das unpaare (frontale) Ambulacrum (vorn, vor dem Munde) dreiästig ist, während von den vier anderen die beiden posteralen (den After umfassenden) einfach sind, dagegen die beiden lateralen zweitheilig. Die Ambulacren sollen (wie bei *Amygdalocystis*) nur an einem Rande eine Reihe von Pinnuletten tragen, was auch mit *Glyptosphaera* und *Protocrinus* übereinstimmen würde.

11. Genus: **Amygdalocystis**, Billings, 1854.

Amygdalocystites, Billings, 1854, Canadian Journ. Vol. II, pag. 270.

Fungocystida mit mandelförmiger, zweiseitig komprimirter Theca, deren zugespitzte Basis unten auf einem kurzen Stiel aufsitzt. Von der zweilippigen, vorspringenden Mundöffnung gehen nur zwei einfache, gegenständige Ambulacral-Rinnen aus, welche entlang den beiden Kanten der Kapsel verlaufen und nur an einem Rande eine Reihe von Pinnuletten tragen. Zwischen Mund und After ist keine dritte Oeffnung sichtbar.



Fig. 15.
Amygdalocystis florealis, nach Billings.
A die Theca von der analen, B von der linken, C von der frontalen Seite gesehen. o Mund, a After.

Species typica: **Amygdalocystis florealis**, Billings, 1854.

Amygdalocystites florealis, Billings, 1858, 15, pag. 63, Pl. VI, Fig. 1 a—1 e.

Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika (Canada).

Das Genus *Amygdalocystis* scheint nach der unvollständigen Darstellung von Billings dem vorhergehenden *Malocystis* nahe verwandt zu sein, unterscheidet sich aber von ihm, wie von allen anderen Fungocystiden, durch die auffallende bilaterale Kompression des mandelförmigen Körpers; es sollen nur zwei gegenständige Ambulacral-Rinnen (= „Recumbent arms", Billings) vorhanden sein, welche an den beiden

Kanten der mandelförmigen Kapsel bis gegen die Basis verlaufen und nur an einem Rande eine Reihe von Pinnuletten tragen. Zwischen dem vorragenden centralen Munde (= „Ambulacral-Oeffnung") und der excentrischen Klappen-Pyramide des Afters (welcher nahe dem Ende des einen Ambulacrum liegt und von BILLINGS als „Mund" bezeichnet wurde) ist keine dritte Oeffnung sichtbar. Die hexagonalen Platten der Theca zeigen keine Poren, aber einen vorspringenden, sechsstrahligen Rippen-Stern.

Dritte Familie der Cystoideen:

Agelacystida, E. HAECKEL, 1895.

Agelacystida, E. HAECKEL, 50, pag. 9.
Agelacrinida, HALL, 24, Vol. 24, 1872 (pro parte).
Agelacrinida, ZITTEL, 7, 1895, pag. 157.
Tafel III, Fig. 27—37.

Familien-Charakter: Cystoideen mit pentaradialer, meist regulärer, selten amphipleurer Theca. Platten-Panzer aus sehr zahlreichen, kleinen (meist Poren tragenden) Schuppen oder Täfelchen zusammengesetzt. Theca mit vertikaler Hauptaxe, bald scheibenförmig oder halbkugelig, mit breiter Dorsal-Basis aufgewachsen; bald eiförmig oder keulenförmig, unten in einen kurzen Stiel verdünnt. Oben gehen vom fünfeckigen Munde fünf lange, perradiale Ambulacral-Rinnen aus, welche regelmässig gefiedert sind und ansehnliche Ambulacra bilden, am Rande mit zwei Reihen von Saum-Plättchen und Pinnuletten eingefasst. Zwischen dem centralen Munde und dem excentrischen After ist keine dritte Oeffnung sichtbar.

Die Familie der Agelacystida (= *Agelacrinida*) umfasst eine Anzahl von charakteristisch geformten Cystoideen, deren phylogenetische Stellung sehr verschieden aufgefasst worden ist. Gemeinsame Charaktere aller Agelacystiden sind nach meiner Auffassung folgende: 1. Die Theca ist in eine ambulacrale (ventrale) Kelchdecke und einen antambularen (dorsalen) Kelch differenzirt. 2. Der dorsale Kelch ist unregelmässig getäfelt, ohne radiale Anordnung, aus zahlreichen kleinen Plättchen zusammengesetzt. 3. Auf der ventralen Kelchdecke ist ein ansehnliches Anthodium entwickelt, mit fünf ausgedehnten Ambulacren, welche regelmässig gefiedert sind und am Rande Pinnuletten tragen. 4. Zwischen dem centralen Munde und dem excentrischen After ist keine dritte Thecal-Oeffnung wahrnehmbar.

Als zwei Subfamilien in dieser artenreichen Familie unterscheide ich die *Hemicystida* und *Asterocystida*. Die Hemicystida entsprechen den „Agelacrinida" im engeren Sinne und sind neuerdings von JAEKEL als besondere Klasse unter dem Namen Thecoidea abgetrennt worden (49, pag. 110); ihre Theca ist dehnbar und mit

beweglichen Schuppen bedeckt. Dagegen besitzen die Asterocystida eine starre Kapsel, die aus unbeweglichen, durch Naht verbundenen Tafeln zusammengefügt ist. Im Uebrigen erscheint die Organisation beider Subfamilien, und namentlich die reguläre Ausbildung ihres pentaradialen Anthodiums, nicht wesentlich verschieden.

Die Theca der Agelacystiden ist stets unten am Aboral-Pol aufgewachsen, meistens mit breiter Basis, seltener mittelst eines kurzen Stiels. Ihre Gestalt ist mannigfach wechselnd, bei den Hemicystiden meistens flach gedrückt, halbkugelig oder selbst scheibenförmig; bei den Asterocystiden bald halbkugelig oder becherförmig, bald keulenförmig oder fast kugelig. In beiden Subfamilien ist gewöhnlich die obere (ventrale) von der unteren (dorsalen) Fläche der Theca deutlich geschieden, so dass man erstere als Kelchdecke (Epicalyx), letztere als Kelch (Calyx) unterscheiden könnte, wie bei den Crinoideen. Die horizontale Grenze zwischen beiden Theilen ist häufig durch einen kreisrunden oder pentagonalen Gürtel bezeichnet, der kammartig vorspringt. Die Anheftung der Agelacystiden auf dem Meeresboden (— häufig auf Muschel-Schalen —) erfolgte bei der Mehrzahl mit der breiten, aboralen Kelch-Basis. Seltener ist ein kurzer Stiel entwickelt, und dieser ist nur ausnahmsweise erhalten. Er scheint bei einigen Gattungen deutlich gegliedert zu sein, ist übrigens ohne besonderes Interesse.

Thecal-Ostien sind bei allen Agelacystiden nur zwei vorhanden, der centrale Mund oben am Oral-Pol der vertikalen Hauptaxe, und der excentrische After; das Interambulacrum, in welchem der letztere liegt, ist als anales oder posterales zu bezeichnen. Der After ist stets mit einer Klappen-Pyramide bedeckt; die Zahl ihrer dreieckigen Anal-Tafeln wechselt zwischen fünf und zehn. Der Mund ist häufig mit fünf Zähnen bewaffnet und von besonderen Peristom-Platten umgeben. Eine „dritte Oeffnung“ ist bei keiner Gattung dieser Familie bisher nachgewiesen.

Die Ambulacren sind bei den Agelacystiden konstant in der Fünfzahl vorhanden, regulär gefiedert und durch hohe Entwickelung ausgezeichnet. Von den fünf Ecken des Mundes gehen fünf perradiale Ambulacral-Rinnen aus, welche regelmässig alternirende Seitenästchen abgeben; am Ende der letzteren findet sich eine Gelenkfläche zur Insertion einer Pinnulette (und an deren Basis oft ein Porus, zum Austritt eines Tentakel-Kanals). Viele (vielleicht Alle?) zeigen ausserdem zwei Reihen von kleinen Saumplättchen, welche die Zufuhr-Rinnen verdecken. Uebrigens bietet die Vergleichung der verschiedenen Struktur in den Gattungen der Agelacystiden und ihre Deutung mancherlei Schwierigkeiten. Gewöhnlich bleiben die fünf Ambulacren auf die Kelchdecke beschränkt; aber bei zwei Gattungen, *Edriocystis* und *Mesites*, greifen dieselben weiter nach unten auf den dorsalen Kelch über und wachsen hier bis gegen die Ansatzfläche hin. Die damit verknüpfte Reduktion der Antambular-Fläche erinnert an die Echinideen. Während hier die verlängerten Ambulacren schmal und bandförmig bleiben, wachsen sie dagegen bei *Asterocystis* und *Asteroblastus* in die Breite. Bei fünf anderen Gattungen gewinnen sie dadurch grössere Ausdehnung, dass sie sich spiralig um die Kelch-Axe winden. In den Gattungen *Agelacrinus*, *Gomphocystis* und *Edriocystis* sind alle fünf Radien in gleicher Richtung spiralig

gekrümmt. Die beiden Genera *Lepidodiscus* und *Agelacystis* zeichnen sich aber dadurch aus, dass nur vier Radien in gleicher Richtung gekrümmt sind, der fünfte aber (der linke posterale) in entgegengesetzter Richtung; so liegt hier der After in einem Anal-Felde, welches von den beiden posteralen (mit ihrer Konkavität einander zugekehrten) Ambulacren eingeschlossen wird.

Pinnuletten, als skelethaltige „Tentakeln" oder „Finger-Stützen", waren wahrscheinlich bei allen Agelacystiden vorhanden; die kleinen Artikulations-Flächen für dieselben finden sich meistens deutlich ausgeprägt an den Seitenrändern der Ambulacra (an den Enden der kurzen Seiten-Aeste der Zufuhr-Rinnen). Aber nur selten sind diese zarten Gliedmaassen wohl konservirt; sie finden sich z. B. bei *Asteroblastus* als lange und dünne, zweizeilig gegliederte Fäden, welche den Ambulacral-Feldern aufliegen und sie ganz bedecken können (wie bei Blastoideen).

Der Platten-Panzer der *Agelacystiden* zeigt im Ventral-Theil, entsprechend der hohen Differenzirung der Ambulacren, eine ziemlich komplizirte und mannigfaltige Zusammensetzung, während er dagegen im Dorsal-Theil sich relativ einfach verhält. Hier ist derselbe bei den *Hemicystiden* aus dünnen, rundlichen Schuppen zusammengesetzt, deren freie Ränder sich nach oben hin decken. Bei den *Asterocystiden* dagegen besteht er aus dickeren, polygonalen Tafeln, welche durch Nähte fest zusammengefügt sind; bisweilen können dieselben theilweise verschmelzen (*Cyathocystis*, *Gomphocystis*). Doppel-Poren sind in den Schuppen der *Hemicystiden* meistens nicht nachzuweisen, dagegen in den stärkeren Tafeln der *Asterocystiden* gewöhnlich gut ausgebildet; doch können sie auch hier fehlen (*Cyathocystis, Edriocystis*), oder in sehr verschiedenem Grade entwickelt sein, selbst bei Arten einer und derselben Gattung; so sind sie z. B. bei *Asteroblastus stellatus* sehr scharf ausgeprägt, bei *Asteroblastus Volborthi* kaum nachweisbar (vgl. oben pag. 20). Im Anthodium der Ventral-Kapsel sind stets die interambulacralen Platten von denjenigen der Ambulacra verschieden, und an den letzteren können von den eigentlichen „Ambulacral-Platten" die kleinen Saumplättchen unterschieden werden, sowie die Glieder der zweizeiligen Pinnuletten. In der Umgebung des Mundes sind oft besondere Oral-Platten und Peristom-Platten entwickelt (fünf grosse interradiale Gabel-Platten bei *Asterocystis* und *Asteroblastus*).

OTTO JAEKEL (49, pag. 110) hält die *Hemicystiden* (— welche nach meiner Ansicht von den *Asterocystiden* höchstens als Subfamilie zu trennen sind —) für „die primitivsten Formen der Pelmatozoen" und der Echinodermen überhaupt; er bildet aus ihnen die besondere Klasse der Thecoidea. Nach meiner Auffassung dagegen gehören dieselben zu den höchst entwickelten Formen der Cystoideen und enthalten vielleicht schon die Ahnen der *Pygocincten*. Wenn auch die bekannten *Hemicystiden* nicht direkt als die Urahnen der Asterideen und Ophiureen, die *Asterocystiden* (*Mesites*) nicht direkt als die Stammformen der Echinideen zu betrachten sind, so zeigen uns doch diese Agelacystiden deutlich den Weg, auf welchem die hoch entwickelten und frei lebenden Pygocincten aus festsitzenden Cystoideen hervorgegangen sind. (Vergl. NEUMAYR, 8, pag. 419.)

Das Malacom der Agelacystiden wird bereits zum Theil eine hohe Stufe der Ausbildung besessen haben; sicher gilt dies von dem Ambulacral-System, dessen reguläre, pentaradiale Struktur derjenigen der Pygocincten nicht nachsteht. Die Konstanz der fünf ansehnlichen, regelmässig gefiederten Ambulacral-Felder, die grosse Zahl ihrer Seitenäste und der an diesen angehefteten Pinnuletten, ferner die entsprechende Differenzirung der fünf Interambeln und des Peristoms, erheben die Agelacystiden weit über die meisten anderen Cystoideen. Ich halte es selbst für möglich, dass dieselben bereits Pentorchonien waren und fünf Gonaden-Paare besassen. In diesem Falle würden sie eine besondere (neunte) Klasse des Echinodermen-Stammes bilden, welche neben den Blastoideen und Crinoideen ihren Platz unter den Pelmatozoen finden würde; man könnte zur Bezeichnung derselben nach dem Vorgange von Jaekel den Namen *Thecoidea* beibehalten.

Vielleicht wird es weiteren Forschungen über die Struktur der Agelacystida gelingen, auch noch Anhaltspunkte für die Erkenntniss der bedeutungsvollen Bildung und Zahl der Gonaden zu gewinnen. Bisher ist bei keiner Gattung dieser Familie die viel gesuchte „dritte Oeffnung“ gefunden worden; weder von einem Gonoporus noch von einem Hydroporus ist eine Spur entdeckt worden. Dieses negative Ergebniss gestattet aber keine sicheren Schlüsse, da ja auch bei vielen Holothurien diese Oeffnungen nicht auffällig vortreten (vergl. oben pag. 81, 83).

System der Agelacystida.

Subfamilien:	Theca:	Ambulacra:	Genera:
I. Subfamilia: **Hemicystida.** Theca dehnbar, mit einem beweglichen Schuppen-Panzer. Tafeln rundlich (seltener polygonal), imbricat; meistens (oder immer?) ohne Doppel-Poren.	Anthodium regulär pentaradial; alle 5 Ambulacra gerade oder in gleicher Richtung gekrümmt.	Ambulacral-Radien gerade.	1. **Hemicystis** (*granulata*).
		Ambulacral-Radien alle fünf in gleicher Richtung gekrümmt.	2. **Agelacrinus** (*vorticellatus*).
	Anthodium amphipleurisch; die beiden posteralen Ambulacra in entgegengesetzter Richtung gekrümmt und den After umfassend.	Ventraler und dorsaler Schuppen-Panzer nicht verschieden.	3. **Lepidodiscus** (*cincinnatiensis*).
		Ventraler und dorsaler Schuppen-Panzer sehr verschieden, beide durch einen Tafel-Gürtel getrennt.	4. **Agelacystis** (*hamiltonensis*).

Subfamilien:	Theca:	Ambulacra:	Genera:
II. Subfamilia: **Asterocystida.** Theca starr, mit einem unbeweglichen Platten-Panzer. Tafeln polygonal, durch Nähte fest verbunden, nicht imbricat; meistens (oder immer?) mit Doppel-Poren.	Ventrale Kelchdecke von dem dorsalen Kelch durch einen kreisrunden Gürtel getrennt. Mund nicht von Gabel-Platten umgeben.	Ambulacra gerade, durch 5 grosse dreieckige Interradial-Platten getrennt.	5. **Cyathocystis** (*Plautinae*).
		Ambulacra spiralig gewunden (alle in gleicher Richtung gekrümmt), durch Reihen kleiner Platten getrennt.	6. **Gomphocystis** (*tenax*).
	Ventrale Kelchdecke von dem dorsalen Kelch durch einen decagonalen Gürtel getrennt. Mund von fünf interradialen Gabel-Platten umgeben.	Ambulacra mässig breit, an der Basis nicht sich berührend, durch mehrere kleine Kelch-Platten getrennt.	7. **Asterocystis** (*tuberculata*).
		Ambulacra sehr breit, an der Basis sich berührend und durch fünf grosse interradiale Trapez-Platten getrennt.	8. **Asteroblastus** (*stellatus*).
	Ventrale Kelchdecke von dem dorsalen Kelch nicht getrennt. Mund mit Täfelchen verdeckt. Ambulacra von der ventralen auf die dorsale Kelchfläche hinübergreifend.	Ambulacra spiralig gekrümmt (alle in gleicher Richtung gewunden).	9. **Edriocystis** (*Bigsbyi*).
		Ambulacra in Meridian-Linien verlaufend, nicht gewunden.	10. **Mesites** (*Pusireffskyi*).

12. Genus: **Hemicystis**, HALL, 1852.

Hemicystites, HALL, 19, Vol. II, pag. 245.
Cytaster, HALL, 24, Vol. 24, Pl. VI.
Agelacrinites, BARRANDE, 12, pag. 83, Pl. 37.

Taf. III, Fig. 27, 28.

Agelacystida mit beweglichem Schuppenpanzer, dessen rundliche Tafeln imbriziren. Ventraler und dorsaler Panzer gleichartig. Alle fünf Ambulacra gleich geformt, gerade, nicht gekrümmt.

Species typica: **Hemicystis granulata**, HALL, 1872.

Hemicystites, (= *Cytaster*) *granulatus*, HALL, 24, Vol. 24, Pl. VI, Fig. 1—4.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika und Nord-Europa.

Das Genus *Hemicystis* und die drei folgenden, nahe verwandten Gattungen bilden zusammen die besondere Subfamilie der Hemicystida. Ihre Theca ist nicht von einem starren Platten-Panzer umschlossen (— wie bei den *Asterocystida* —), sondern von einem dehnbaren und beweglichen Schuppen-Panzer. Die zahlreichen und kleinen Schuppen desselben sind rundlich und decken sich von unten nach oben, so dass ihr freier Rand gegen den Mundpol gerichtet ist. Die versteinerte Kapsel erscheint gewöhnlich als eine kreisrunde oder pentagonale Scheibe, welche mit ihrer ganzen unteren (dorsalen) Fläche einem fremden Körper (— gewöhnlich einer Muschel-Schale —) aufgewachsen ist. Indessen finden sich bisweilen auch fossile, wohlerhaltene Exemplare, welche den Körper in seitlicher Ansicht zeigen (z. B. *Hemicystis granulata*, HALL, l. c., Fig. 2—4). Dann erscheint derselbe als ein ziemlich geräumiger Beutel, dessen vertikale Hauptaxe grösser ist als die Kreuzaxen. In anderen Fällen erscheint der Körper der Hemicystiden halbkugelig oder kelchförmig, mit eingesunkener Kelchdecke (ambulacraler Ventral-Membran). Man darf daher wohl annehmen, dass die flache Scheibenform grossentheils erst nach dem Tode, durch Zusammendrücken der dehnbaren Theca entstanden ist. Die Gattung *Hemicystis* ist nach meiner Ansicht als die älteste und primitivste unter den *Hemicystiden* (— und überhaupt unter den *Agelacystiden* —) aufzufassen; ihre fünf Ambulacren sind von gleicher Grösse und Form, gerade gestreckt. Es gehören hierher drei von HALL beschriebene Arten (*Hemicystis granulata*, *Hemicystis stellata* und *Hemicystis parasitica*, 19); — ferner sieben untersilurische Arten aus Böhmen, welche BARRANDE abgebildet hat (12, pag. 83—89, Pl. 37, Fig. 1—35).

13. Genus: **Agelacrinus**, VANUXEM, 1842.

Agelacrinites, VANUXEM, Geol. Report New-York, pag. 168.
Taf. III, Fig. 29.

Agelacystida mit beweglichem Schuppen-Panzer, dessen rundliche Tafeln imbriziren. Ventraler und dorsaler Panzer gleichartig. Alle fünf Ambulacra gleich geformt und in gleicher Richtung bogenförmig gekrümmt.

Species typica: **Agelacrinus vorticellatus**, HALL, 1872.

Streptaster vorticellatus, HALL; 24, Vol. 24, pag. 215, Pl. VI, Fig. 11—13.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika.

Das Genus *Agelacrinus*, unter welchem die meisten neueren Autoren sämmtliche *Hemicystida* zusammenfassen, beschränke ich hier auf jene Formen, bei denen alle Ambulacren gleich geformt und in gleicher Richtung bogenförmig gekrümmt sind.

Das Anthodium bildet daher (— ebenso wie bei *Gomphocystis* und *Edriocystis* —) einen Spiral-Wirtel mit fünf Bogen-Gängen, von denen ein jeder seine Konkav-Seite der Konvex-Seite des nächstfolgenden Bogens zuwendet. An den erodirten Exemplaren, welche HALL von *Agelacrinus vorticellatus* abgebildet hat, sind theilweise nur die fünf Ambulacren erhalten, jedes ausgezeichnet durch zwei alternirende, sehr starke Reihen von Ambulacral-Platten. Ausser dieser typischen Species gehört hierher:

Agelacrinus Dicksoni, BILLINGS, 1858; 15, pag. 84, Pl. VIII, 3, 4. Diese Art wurde schon 1822 von BIGSBY im Unter-Silur von Canada bei Ottawa entdeckt und ist die älteste bekannte Form unter den Hemicystiden.

Agelacrinus Buchianus, FORBES; 14, pag. 521, Pl. XXIII, gehört wahrscheinlich nicht hierher, sondern zu *Edriocystis* (vergl. unten).

14. Genus: **Lepidodiscus**, HALL, 1872.

Lepidodiscus, HALL, 24, Vol. 24, pag. 214, Pl. 6, Fig. 7.
Haplocystites, ROEMER, Verhandl. Nat. Ver. Rheinl. Vol. VIII.

Agelacystida mit beweglichem Schuppen-Panzer, dessen rundliche Tafeln imbriziren. Ventraler und dorsaler Panzer gleichartig. Ambulacra verschieden; die beiden posteralen konkav gegen einander gekrümmt und den After umfassend.

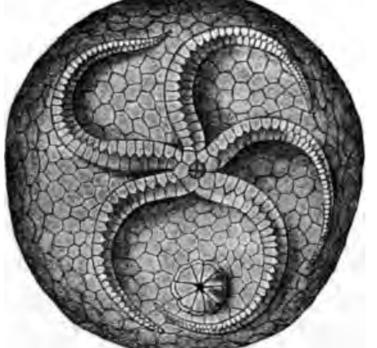


Fig. 16.
Lepidodiscus cincinnatiensis, von oben gesehen, in der Mitte der Mund. Zwischen den beiden posteralen Ambulacren ist der After mit der Klappen-Pyramide sichtbar.

Species typica: **Lepidodiscus cincinnatiensis**, HALL, 1872.

24, Vol. 24, pag. 214, Pl. 6, Fig. 7.
Agelacrinus cincinnatiensis, ROEMER, Verhandl. Nat. Ver. Rheinl. Vol. VIII, pag. 372, Taf. II, Fig. 3.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika.

Das Genus *Lepidodiscus* und das nachfolgende nahe verwandte *Agelacystis* zeichnen sich vor den beiden vorhergehenden Gattungen dadurch aus, dass der After in der Mitte eines interradialen Anal-Feldes liegt, welches von beiden posteralen Ambulacren bogenförmig umfasst wird. Der rechte hintere Ambulacral-Bogen (— in der Ventral-Ansicht der Figur umgekehrt der linke —) ist daher in entgegengesetzter Richtung gekrümmt, wie die vier anderen Bogen. Der Schuppen-Panzer von *Lepidodiscus* ist auf der dorsalen und ventralen Fläche gleichartig gebildet, während er bei der nachfolgenden *Agelacystis* stark differenzirt ist. Die typische Species dieses Genus, *Lepidodiscus cincinnatiensis*, findet sich häufig im Unter-Silur der Hudson-River-Gruppe von Cincinnati, festsitzend auf Muschel-Schalen (gewöhnlich *Strophomena alternata*). Die Richtung der Bogen-Krümmungen ist oft wechselnd (— bald vier Bogen konkav

nach links, der fünfte nach rechts, bald umgekehrt —). Unter den verschiedenen, häufig kopirten Figuren, ist die beste diejenige von HALL (l. c. Fig. 7). Dieser Autor bildet noch eine zweite Art ab, deren Theca sich durch hohe, fast kugelige Glockenform auszeichnet; ihre interradialen Schuppen tragen zum Theil einen Knoten (Ansatz eines kleinen Stachels?): Lepidodiscus (Agelacrinus) pileus, HALL, 24, Vol. 24, pag. 214, Pl. VI, Fig. 8—10.

15. Genus: **Agelacystis**, E. HAECKEL, 1895.

Agelacystis, E. HAECKEL. Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen, 50, pag. 9. Taf. III, Fig. 30.

Agelacystida mit beweglichem Schuppen-Panzer, dessen rundliche oder polygonale Tafeln theilweise imbriziren. Ventraler und dorsaler Panzer sehr verschieden, beide getrennt durch einen vorspringenden, aus breiten Tafeln gebildeten Gürtel. Ambulacra verschieden; die beiden posteralen konkav gegen einander gekrümmt und den After umfassend.

Species typica: **Agelacystis hamiltonensis**, E. HAECKEL.

Agelacrinites hamiltonensis, VANUXEM, 1842; Geol. Rep. New York.
Agelacrinus hamiltonensis, HALL, 24, Vol. 24, Pl. VI, Fig. 14, 15.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika.

Das Genus *Agelacystis* habe ich (1895, l. c.) für jene Hemicystiden gegründet, welche sich durch die starke Differenzirung des dorsalen und ventralen Schuppen-Panzers auszeichnen. Beide Theile der Theca verhalten sich hier ähnlich, wie Kelch und Kelchdecke der Crinoideen; sie sind durch einen vorspringenden Gürtel-Kamm scharf getrennt Der hohe Kamm dieses kreisrunden Gürtels wird durch einen Kranz von sehr breiten Marginal-Platten gebildet, welche viel grösser sind, als alle übrigen Tafeln des Schuppen-Panzers. Zwischen ihnen und den sehr kleinen Schüppchen des unteren Kelchtheiles liegen mehrere Reihen mittelgrosser Täfelchen. Die Kelchdecke liegt innerhalb des Gürtelkammes wie in einem Krater und ist mit kleinen polygonalen Plättchen getäfelt. Die fünf schmalen Ambulacren, welche innerhalb derselben liegen, zeigen die gleiche Bogenkrümmung wie bei *Lepidodiscus.*

16. Genus: **Cyathocystis**, F. SCHMIDT, 1879.

Cyathocystis, ZITTEL, 1880, Handbuch d. Pal. Bd. I, pag. 414.

Agelacystida mit starrem Platten-Panzer, dessen polygonale Tafeln nicht imbriziren und theilweise verschmolzen sind. Die fünfseitig-pyramidale Kelchdecke ist von

dem becherförmigen Kelche durch einen kreisrunden Gürtel getrennt. Ambulacra gerade, durch fünf grosse, dreieckige Interradial-Tafeln getrennt.

Species typica: **Cyathocystis Plautinae**, F. SCHMIDT.

Cyathocystis Plautinae, FR. SCHMIDT, 1879, Verhandl. Mineral. Ges. Petersburg.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Cyathocystis* zeichnet sich (nach der unvollständigen Beschreibung l. c. zu urtheilen) dadurch aus, dass der becherförmige, mit breiter Basis aufgewachsene Kelch aus einem einzigen Stück besteht. Ebenso sind die fünf interradialen Felder zwischen den fünf Ambulacren der Kelchdecke durch „je eine grosse dreieckige Interpalmar-Platte" eingenommen. Es scheint demnach, dass hier sowohl im dorsalen als im ventralen Theile der Theca eine weitgehende Verschmelzung der Tafeln, welche dieselbe ursprünglich zusammensetzten, stattgefunden hat (— ähnlich wie bei einigen Formen von *Gomphocystis*, der die Gattung auch sonst wohl am nächsten steht —). Die Kelchdecke (oder Ventral-Kapsel) sitzt auf dem Kelche (der Dorsal-Kapsel) wie ein Deckel auf, ist von ihm durch einen Gürtel von Randplättchen getrennt und löst sich leicht ab.

17. Genus: **Gomphocystis**, HALL, 1868.

Gomphocystites, HALL; 24, Report 20, pag. 309, Pl. XII, Fig. 14, 15; Pl. XIIa, Fig. 1—6.
Taf. III, Fig. 37.

Agelacystida mit starrem Platten-Panzer, dessen polygonale Tafeln nicht imbriziren und theilweise verschmolzen sind. Die halbkugelige, ventrale Kelchdecke ist von dem umgekehrt kegelförmigen, dorsalen Kelche durch einen kreisrunden Gürtel getrennt. Ambulacra spiralig, alle in gleicher Richtung gekrümmt, durch Reihen von kleinen Platten geschieden.

Species typica: **Gomphocystis tenax**, HALL, 1868.

Gomphocystites tenax, HALL; 24, Report 20, Pl. XII, Fig. 15; Pl. XIII, Fig. 1, 2.
Fundort: **Ober-Silur** (Niagara-Gruppe) von Wisconsin, Nord-Amerika.

Das Genus *Gomphocystis* wurde von HALL (l. c.) für drei untersilurische Cystoideen-Arten aus Nord-Amerika gegründet, die sich durch ihre hohe keulenförmige Gestalt und die scharfe Absetzung der halbkugeligen Kelchdecke von dem umgekehrt kegelförmigen Kelche auszeichnen. Die After-Oeffnung scheint unmittelbar neben der Mundöffnung zu liegen. In der Kelchdecke verlaufen, vom Munde ausgehend, fünf schmale, lange Ambulacra, welche spiralig gedreht sind, alle in gleicher Bogen-Richtung (wie bei *Agelacrinus* und *Edriocystis*). Die vertikale Hauptaxe erreicht 70 mm

Länge und ist mehr als doppelt so gross, wie die grösste Queraxe (an der Grenze der dorsalen und ventralen Theca, 33 mm). Der starre Panzer ist aus zahlreichen, fest verbundenen Platten zusammengesetzt, welche nach den unvollkommenen Abbildungen von HALL zu urtheilen, bei *Gomphocystis glans* ziemlich regelmässig hexagonal, bei *Gomphocystis tenax* dagegen irregulär-polygonal geformt sind. Sie scheinen theilweise (— besonders unten im Kelche —) verschmolzen zu sein (wie bei *Cyathocystis*?). Jedoch ist der Erhaltungszustand der grossen und offenbar sehr festgefügten Kapseln ungünstig (die Oberfläche abgerieben?). In der Kelchdecke verlaufen wahrscheinlich ursprünglich zehn Paar alternirende Platten-Reihen (je zwei kleinere in den fünf spiralen Ambulacren, und je zwei grössere zwischen ihnen).

18. Genus: **Asterocystis**, E. HAECKEL (nov. gen.).

Taf. III, Fig. 34.

Agelacystida mit starrem Platten-Panzer, dessen polygonale Tafeln nicht imbriziren. Die fünfseitig-pyramidale Kelchdecke ist von dem schüsselförmigen Kelche durch einen decagonalen Gürtelkamm getrennt. Ambulacra mässig breit, an der Basis sich nicht berührend, durch mehrere kleine Platten getrennt.

Species typica: **Asterocystis tuberculata**, E. HAECKEL.

Asteroblastus tuberculatus, FR. SCHMIDT, 1874; 18, pag. 33, Tab. III, Fig. 9.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Asterocystis* und das nachfolgende, nahe verwandte Genus *Asteroblastus* zeichnen sich vor den übrigen Asterocystiden durch ihre breiten Ambulacren aus, und durch die scharfe decagonale Abgrenzung des dorsalen Kelches von der ventralen Kelchdecke; ferner durch das charakteristische, regulär-pentagonale Peristom, welches einen geschlossenen Kranz von fünf interradialen, gabelförmigen Platten bildet. Die perradialen Ambulacral-Furchen, welche von den fünf Mundecken ausgehen, laufen zunächst zwischen je zwei Gabelplatten und bilden dann die Mittelfurche eines breiten, gefiederten Ambulacral-Blattes. Dieses trapezoide oder eiförmige Ambulacrum besteht aus 5—10 Paar alternirenden Ambulacral-Platten, deren Breite nach aussen rasch abnimmt. Die lateralen Rinnen zwischen den letzteren führen zu je einer Gelenk-Facette, auf welcher (am Seitenrande des Ambulacrums) eine gegliederte Pinnulette aufsitzt. Wenn die zweizeiligen Pinnuletten vollständig erhalten und auf die Fläche der Ambulacral-Felder zurückgeschlagen sind, bedecken sie dieselben vollständig, wie bei den Blastoideen. — Der schüsselförmige oder becherförmige Kelch ist mit sehr zahlreichen polygonalen Platten von ziemlich gleicher Grösse getäfelt, welche radiale Rippen, sowie zahlreiche Doppel-Poren tragen, und fest verbunden sind. Im Apex, am Aboral-Pol des Kelches, finden sich vier kreuzständige Basal-Platten, an welche sich ein kurzer, gegliederter Stiel ansetzt.

19. Genus: **Asteroblastus,** EICHWALD, 1861.

Asteroblastus, EICHWALD, Bulletin Soc. géolog. France Sér. II, Vol. 19, pag. 62.
Taf. III, Fig. 31—33.

Agelacystida mit starrem Platten-Panzer, dessen polygonale Tafeln nicht imbriziren. Die fünfseitig-pyramidale Kelchdecke ist von dem schüsselförmigen Kelche durch einen decagonalen Gürtel-Kamm getrennt. Ambulacra sehr breit, an der Basis sich berührend, nur durch fünf grosse interradiale Trapez-Platten getrennt.

Species typica: **Asteroblastus stellatus,** EICHWALD.

Asteroblastus stellatus, FR. SCHMIDT, 1874; 18, pag. 30, Tab. III, Fig. 2—5.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Asteroblastus* stimmt im wesentlichen Bau mit der vorhergehenden ancestralen Gattung *Asterocystis* überein, unterscheidet sich aber von ihr durch die eigenthümliche Umbildung des Anthodiums, welches einen geschlossenen, vollkommen regulären Ambulacral-Stern mit fünf kurzen und breiten Strahlen bildet. Diese Transformation ist dadurch entstanden, dass die fünf eiförmigen Ambulacral-Blätter von *Asterocystis* in ihrem Proximal-Theile sich bis zur Berührung verbreitern; die fünf dreieckigen oder eigentlich trapezförmigen, interradialen Felder, welche zwischen je einer Gabelplatte des Peristoms und zwischen den proximalen Seitenrändern von je zwei benachbarten Ambulacren übrig bleiben, werden durch eine einzige grosse Trapezplatte eingenommen, entstanden aus der Verschmelzung zahlreicher kleiner, polygonaler Kelchtafeln, welche bei der Ahnen-Gattung Asterocystis diesen „proximalen Interambulacral-Raum" erfüllen. Die Doppel-Poren der Kelch-Platten stehen bei *Asteroblastus stellatus* zahlreich in tiefen, auffälligen Gruben, während sie bei einer verwandten Art, *Asteroblastus Volborthi*, nur undeutlich in seichten Gruben zwischen den Radial-Rippen der Tafeln aufzufinden sind. Die Ambulacren der ersteren sind fast rhombisch, aussen spitz, mit zehn Paar Fiederästen, die der letzteren breit eiförmig, aussen abgerundet, mit sechs Paar Aesten (18, pag. 32, Tab. III, Fig. 6—8).

20. Genus: **Edriocystis,** E. HAECKEL.

Edrioaster, BILLINGS, 1858, 15, pag. 82.
Cyclaster, BILLINGS 1856, Report Geolog. Survey Canada, pag. 292.
Taf. III, Fig. 35, 36.

Agelacystida mit starrem Platten-Panzer, dessen polygonale Tafeln nicht imbriziren. Theca halbkugelig oder kissenförmig, ihre ventrale Kelchdecke von dem dorsalen Kelche nicht scharf getrennt. Ambulacra spiralig gekrümmt, alle in gleicher Richtung gewunden, weit auf die Dorsalfläche übergreifend.

Species typica: **Edriocystis Bigsbyi**, E. Haeckel.

Edrioaster Bigsbyi, Billings, 15, pag. 82, Pl. VIII, Fig. 1, 2.
Agelacrinus Bigsbyi, F. Schmidt, 18, pag. 34.
Fundort: **Unter-Silur** von Nord-Amerika (Ottawa).

Das Genus *Edriocystis* (= *Edrioaster*) und das nachfolgende, nahe verwandte Genus *Mesites* können als Vertreter einer besonderen Subfamilie der *Agelacystiden* betrachtet werden: Edriocystida. Beide unterscheiden sich von allen übrigen Gattungen der Familie dadurch, dass die fünf Ambulacral-Felder nicht auf die Ventralfläche der Theca beschränkt bleiben, sondern nach unten sich verlängern und weit auf die Dorsalfläche hinübergreifen. Sie bahnen hierdurch Verhältnisse an, welche bei den *Echinideen* ihre höchste Ausbildung erlangen; in der That ist auch *Mesites* als eine direkte Uebergangsform von den *Cystoideen* zu den *Echinideen* betrachtet worden (vergl. oben pag. 73). Eine weitere Aehnlichkeit mit den letzteren entsteht dadurch, dass die Theca halbkugelig oder nahezu kugelig emporgewölbt wird; sie gleicht einem Echinideen, der mit dem Apical-Pole aufgewachsen ist und den Mund nach oben kehrt. Die fünf schmalen und langen, bandförmigen Ambulacra werden durch eine Doppelreihe von sehr zahlreichen Ambulacral-Platten gebildet, an deren Seitenrand je eine Gelenkfläche zur Insertion einer Pinnulette steht. Die breiten Interambulacral-Felder zwischen Ersteren sind mit sehr zahlreichen und kleinen polygonalen Tafeln irregulär gepflastert; dieselben tragen Doppel-Poren und sind so fest in einander gefügt, dass die Theca starr und unbeweglich ist, wie bei den meisten Echinideen. Daher ist die fossile Theca auch gewölbt erhalten, nicht zusammengedrückt wie bei den ähnlichen *Hemicystiden*. Die beiden Genera der *Edriocystida* unterscheiden sich dadurch, dass die Radien der Ambulacral-Bänder bei *Mesites* gerade sind, bei *Edriocystis* dagegen spiralig gedreht (— alle fünf in gleicher Richtung gekrümmt, wie bei *Gomphocystis* und *Agelacrinus*). Ausser der typischen Species von Canada (*Edriocystis Bigsbyi*) ziehe ich zur Gattung *Edriocystis* auch den britischen *Agelacrinus Buchianus*, Forbes. (1848, 14, pag. 521, Pl. 23).

21. Genus: **Mesites**, Hoffmann, 1866.

Mesites, Hoffmann; Verhandl. Mineralog. Ges. Petersburg; II. Ser., Vol. I., pag. 1, Tab. I.

Agelacystida mit starrem Platten-Panzer, dessen polygonale Tafeln nicht imbriziren. Theca halbkugelig oder fast kugelig; ihre ventrale Kelchdecke von dem dorsalen Kelche nicht scharf getrennt. Ambulacra nicht spiralig gekrümmt, in geraden Meridian-Linien verlaufend, weit auf die Dorsalfläche übergreifend.

Species typica: **Mesites Pusireffskii**, HOFFMANN, 1866.

Mesites Pusireffskii, F. SCHMIDT, 1874, 18, pag. 34, Tab. III, Fig. 10a—d.
Mesites Pusireffskii, NEUMAYR, 1889, 8, pag. 420.
Mesites Pusireffskii, STEINMANN, 1890, 9, pag. 181, Fig. 176.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Mesites* ist dem vorhergehenden *Edriocystis* sehr nahe verwandt und unterscheidet sich von ihm hauptsächlich dadurch, dass die fünf schmalen bandförmigen Ambulacren nicht spiralig gekrümmt sind, sondern in gerader Meridian-Linie vom Oral-Pol bis nahe zur Basis verlaufen, an welcher die halbkugelige oder fast kugelige Theca mittelst eines kurzen Stiels angewachsen ist. Ein weiterer Unterschied könnte im Bau der Ambulacren liegen, deren Ambulacral-Rinnen hier durch mediale Fortsätze der Ambulacral-Platten bedeckt und in „subtegminale Röhren" verwandelt sind. Jedoch ist deren Deutung schwierig und die Vergleichung mit den „inneren Ambulacral-Kanälen" der Echinideen zweifelhaft; auch bleibt zu untersuchen, ob nicht die weniger gut konservirte *Edriocystis* ähnliche Verhältnisse zeigt.

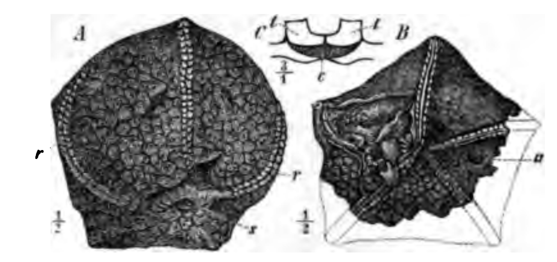


Fig. 17.
Mesites Pusireffskii.
A von der Seite und etwas von unten gesehen, B von oben, r Subvektoren, s Insertions-Basis, a After. C Querschnitt durch ein Ambulacrum. t Ambulacral-Platten, c Ambulacral-Kanal (?).

Vierte Familie der Cystoideen:

Ascocystida, E. HAECKEL, 1895.

Ascocystida, E. HAECKEL, Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen (50, pag. 10).
Taf. IV, Fig. 1—13.

Familien-Charakter: Cystoideen mit pentaradialer, cylindrischer oder fünfseitig prismatischer Theca. Platten-Panzer aus Längsreihen von zahlreichen Tafeln zusammengesetzt (?). Theca mit horizontaler Hauptaxe, in der Jugend am zugespitzten Aboral-Pol durch einen dünnen gegliederten Stiel befestigt, später frei. Mundscheibe abgestutzt, mit einem Kranze von gegliederten Mundarmen umgeben. Von der fünfstrahligen Mundöffnung gehen fünf subtegminale Ambulacren mit fächerförmig divergirenden Aesten zu den fünf Arm-Gruppen und setzen sich unter den fünf Längskanten der Theca bis zu deren Aboral-Pol fort.

Die Familie der Ascocystiden gründen wir auf die unter-silurische, höchst interessante Gattung *Ascocystis*, von welcher bisher nur Barrande eine vortreffliche Darstellung gegeben hat (12, pag. 115, Pl. 32, 33) Trotzdem seine zahlreichen klaren Abbildungen und seine ausführliche Beschreibung die auffallenden Eigenthümlichkeiten dieser Cystoidee sehr deutlich erkennen lassen, ist sie dennoch bisher weder von Palaeontologen noch von Zoologen in ihrer ausserordentlichen Bedeutung gewürdigt worden. Wie man auf den ersten Blick auf Taf. IV, Fig. 1—13 sieht, handelt es sich um ein Echinoderm, dessen äussere Form die grösste Aehnlichkeit mit einer regulären Holothurie (z. B. *Cucumaria* Fig. 18) besitzt. Der langgestreckte Körper ist fünfseitig, am aboralen Ende zugespitzt und kurzgestielt, am oralen Ende



Fig. 18.
Cucumaria Planci (nach A. Lang).
Die doppelten Füsschen-Reihen von drei Ambulacren sind sichtbar. 1 die zwei kleinen Mundtentakeln, 2 Mund, 3 After.





Fig. 19 A. Fig. 19 B.
Psolus ephippifer (nach Theel).
Fig. 19 A. Junges Weibchen, Dorsal-Ansicht. 1 Mundklappen, 2 After-Klappen. Fig. 19 B. Weibchen, Dorsal-Ansicht. 1 Mund-Klappen geöffnet, 3 Mundfühler, 4 Kalktafeln des Rücken-Panzers, 2 After-Klappen.

abgestutzt und mit einem Tentakel-Kranz umgeben. Die zahlreichen, von Barrande in den untersten silurischen Schichten (*Bande* d 2) gesammelten Exemplare seines *Ascocystites* sind sämmtlich Quartzit-Abgüsse, welche sehr scharf die eigenthümliche Gitter-Struktur der Kapsel-Oberfläche erkennen lassen, sowie die Bildung und zweizeilige Gliederung der 25 Brachiolen, welche den Mund in einfachem Kranze umgeben, ebenso auch die pentaradialen Verhältnisse ihres Ursprungs. Dagegen ist die Theca selbst aufgelöst und nur der innere Ausguss ihrer Höhle lässt vermuthen, dass ihre Wand dünn war. Die Deutung der scharf ausgeprägten Bauverhältnisse ist von Barrande selbst mit wenig Glück, von anderen Palaeontologen noch gar nicht

versucht worden. Mir erscheint sie von höchstem Interesse, sowohl in allgemeiner als in spezieller Hinsicht. Durch sorgfältiges Studium aller von BARRANDE (Pl. 32, 33) gegebenen Figuren (64 an Zahl), sowie durch kritische Benutzung seiner Angaben im Texte, bin ich zu folgender Deutung gelangt:

1. Die langgestreckte, einer Holothurie sehr ähnliche Theca von *Ascocystites* war nicht starr, sondern dehnbar und beweglich. Die Figuren 23—31 auf Pl. 32 und 6, 19, 25, 27 auf Pl. 33 (l. c.) zeigen deutlich, dass die muskulöse Körperwand contractil, biegsam und etwas spiralig um die Hauptaxe drehbar war, wie bei vielen lebenden Holothurien.

2. Die Gesammtform der gestreckten Theca war ein fünfseitiges Prisma, dessen Aboral-Pol pyramidal zugespitzt, dessen Oral-Pol abgestutzt war und die fünfstrahlige Mundscheibe trug. Die fünf Kanten des Prisma sind gezähnt und springen scharf vor. Zwar giebt BARRANDE an, dass die Form des „verlängerten pyramidalen Sackes“ gewöhnlich sechsseitig, ausnahmsweise auch fünfseitig sei, und er zeichnet alle seine (hypothetischen!) Querschnitte hexagonal (Fig. 4, 10, 24, 28, Pl. 33). Indessen liegt hier offenbar eine irrige Deutung der Seiten-Ansicht vor; denn in Fig. 1—20, Pl. 32 ist nur eine Kante in der Mitte der freien Fläche sichtbar, dagegen in Fig. 21—31 zwei parallele Kanten (ebenso in Fig. 1, 27, Pl. 33). Rechnet man dazu die zwei Kanten der lateralen Profil-Konturen, so ergeben sich fünf longitudinale Kämme; ausserdem lassen die Figuren sämmtlicher Ansichten der Mundscheibe (Pl. 33, Fig. 2, 3, 7, 12, 13) keinen Zweifel, dass dieselbe subregulär pentaradial war; zudem giebt BARRANDE selbst an, dass dieselbe „*constamment cinq surfaces*“ zeige (pag. 117). Die Gesammtform des Körpers von *Ascocystis* ist demnach gleich derjenigen einer regulär-fünfstrahligen Holothurie (*Pentacta*, *Cucumaria*). Die grössten Exemplare hatten eine Länge von 80 mm (— ungerechnet den Stiel und die halb so langen Aermchen! —), einen Quer-Durchmesser von 20 mm.

3. *Ascocystis* war in der Jugend durch einen aboralen Stiel am Boden befestigt, im reifen Zustande frei beweglich, gleich einigen Aristocystiden, Fungocystiden, Comatuliden u. s. w. Diese wichtige Thatsache ergiebt sich unmittelbar aus der Vergleichung der zahlreichen vortrefflichen Abbildungen, welche BARRANDE von jungen und von alten Thieren gegeben hat. Die gestielten Jugendformen (Taf. IV, Fig. 1, 2, — die kleinsten nur 12 mm lang, 3 mm breit —) sind im hinteren Drittel pyramidal zugespitzt, und auf der aboralen Spitze der fünfseitigen Pyramide erhebt sich ein sehr dünner Stiel, zusammengesetzt aus einer Reihe von kurzen scheibenförmigen Gliedern, am aboralen Ende scharf zugespitzt (Pl. 32, Fig. 14—21). Die grössten Stiele erreichten nur 20—25 mm Länge und an der Basis $1^1/_2$ mm Dicke. Den erwachsenen freien Reifeformen (Taf. IV, Fig. 3, 4) fehlt jede Spur des Stiels; der Körper ist hier hinten glockenförmig abgerundet (Pl. 32, Fig. 13, 16, 23—31). Uebrigens ist der dünne Stiel im Verhältniss zu dem starken Körper so schwach und am freien Ende so fein zugespitzt, dass er wohl nicht dazu gedient haben kann, *Ascocystis* am felsigen Meeresboden zu befestigen. Vielmehr dürfte dieselbe damit entweder im Schlamme gesteckt haben, oder sie hat

ihn als rudimentäres Organ behalten und später ganz verloren; wahrscheinlich hat sich Ascocystis gleich den Holothurien kriechend bewegt, mit horizontaler Haltung der Längsaxe, den Mund mit dem Fühlerkranz vorangehend.

4. Das Dermal-Skelet von *Ascocystis*, von dem bloss der äussere Abguss in den Quartzit-Abdrücken erhalten ist, zeigt eine höchst eigenthümliche Struktur; Barrande selbst betont, dass sie von derjenigen aller übrigen Cystoideen abweiche. Zunächst zerfällt die ganze Oberfläche der Theca durch die fünf vorher erwähnten perradialen Längskanten in fünf schmale und lange interradiale Felder. In jedem Felde liegt eine einfache oder doppelte (selten dreifache) Längsreihe von sternförmigen Figuren hinter einander. Die Sterne sind meistens ziemlich regelmässig achtstrahlig, seltener sechsstrahlig; die vorspringenden Strahlen entstehen dadurch, dass zwischen den fünf starken perradialen Längskanten schwächere interradiale Rippen verlaufen und durch transversale Parallelkreise, sowie durch diagonale Balken gekreuzt werden. Vielleicht entspricht jedem hexaradialen oder octoradialen Stern eine Kalkplatte des Skelets (ähnlich wie bei *Orocystis*, *Mimocystis* und bei vielen Cystoideen). Es ist aber auch möglich, dass die vorspringenden Strahlen, ähnlich wie bei *Oreaster reticulatus* und anderen Asterideen, stärkere Balken in dem retikulären Skelet der Lederhaut darstellen. Barrande hebt hervor, dass er keinerlei Platten- und Tafelgrenzen habe entdecken können. Zittel (7, pag. 130) hat neuerdings *Ascocystis* zu den ächten Crinoideen gestellt, weil der Tafel-Panzer einiger *Glyptocriniden* eine ähnliche retikuläre Struktur zeigt (*Eucrinus*, *Sagenocrinus*, *Periechocrinus* u. A.; Angelin, 13, Tab. 10, 18, 27 etc.). Ich glaube aber, dass diese äussere Aehnlichkeit (— bei dem sonst ganz verschiedenen Körperbau —) auf blosser Konvergenz beruht.

5. Das Peristom von *Ascocystis* bildet am abgestutzten Oral-Theile der Theca eine subreguläre pentagonale Scheibe, an welcher fünf perradiale Brachiolen-Büschel mit fünf interradialen Gruben des Mundfeldes alterniren (Pl. 33, Fig. 2, 3, 7, 12, 13, 16). Die fünf Peristom-Gruben sind eiförmig, mit dem breiteren abgerundeten Ende der Mundspalte zugekehrt; das schmälere Distal-Ende verliert sich zugespitzt zwischen den fünf Armbüscheln. Eine unpaare (dorsale?) Mundgrube ist stets grösser als die vier anderen, welche zwei laterale Paare bilden; in die erstere fällt wahrscheinlich der Hydroporus, vielleicht auch der Gonoporus? Doch ist von diesen Oeffnungen nichts deutlich zu sehen, ebenso auch nicht vom After, der vielleicht am Aboral-Pole lag, wie bei den Holothurien. Die einzige deutlich sichtbare Oeffnung ist die fünfstrahlige Mundspalte, von welcher fünf perradiale Rinnen zu den fünf primären Tentakeln gehen. An einigen Personen (Pl. 33, Fig. 13) erscheint der Mund eher dreispaltig, indem ein unpaarer einfacher Radius der grösseren unpaaren Mundgrube gegenüber liegt; die beiden paarigen lateralen Radien theilen sich erst weiter aussen in je zwei Gabeläste (Vergl. pag. 80). Es zeigt sich hier wieder derselbe Uebergang der triradialen in die pentaradiale Form, wie bei *Echinosphaera*, *Glyptosphaera* und vielen Cystoideen.

6. Der Kranz der 25 Brachiolen oder Mundarme (Taf. IV, Fig. 5, 6) zeigt sich in mehreren Personen-Abdrücken von *Ascocystis* vorzüglich konservirt.

Bisweilen scheinen sie mehr gleichmässig am pentagonalen Rande des Peristoms vertheilt zu sein (Pl. 33, Fig. 15, 19, 25, 27). Gewöhnlich aber zeigen sie sich deutlich in fünf Gruppen von je fünf Fühlern vertheilt und meistens scheint der mittlere (perradiale oder primäre) Fühler jeder Gruppe bedeutend stärker zu sein als die vier lateralen oder sekundären (Pl. 33, Fig. 7, 8, 15—18). Wir finden hier wieder die wichtige Pentapalmar-Form (Vergl. pag. 100). Die fünf Arme in jedem der fünf Büschel scheinen schon an der Basis zwischen den Peristom-Gruben fächerförmig zu divergiren; sie scheinen mindestens die Hälfte der Körperlänge erreicht zu haben, sind dünn und schlank cylindrisch, zweizeilig gegliedert; die beiden Reihen der Gliederstücke alterniren regelmässig (Pl. 33, Fig. 29).

7. Die fünf Längskanten, welche an dem prismatischen Körper der *Ascocystis* vom Armkranz bis zum Aboral-Pol verlaufen, springen in allen Abdrücken sehr scharf hervor und scheinen mir den sicheren Beweis zu liefern, dass unter denselben fünf Subvektoren und unter diesen fünf perradiale Prinzipal-Kanäle, sowie zwischen beiden fünf Prinzipal-Nerven verliefen. Diese fünf scharf ausgeprägten, parallelen Längskämme der Theca, welche hinten an ihrem pyramidalen Aboral-Theil zusammenkommen, zeigen sicher die Existenz eines regulär-pentaradialen Anthodiums an, und die fünf Ambulacren desselben sind hier ebenso komplet entwickelt, wie bei der Agelacystide *Mesites* pag. 119; ebenso wie bei regulären Holothurien und Echinideen. Jeder perradiale Kamm besteht aus einer Reihe von zweizähnigen Platten, die 2—3 mm hoch vorspringen, zwischen ihnen scheinen Poren zum Austritt von Thecal-Tentakeln oder Füsschen zu liegen.

8. Die Gesammtheit dieser eigenthümlichen Merkmale, durch welche sich *Ascocystis* weit von allen anderen *Cystoideen* entfernt, scheint mir den Schluss zu rechtfertigen, den ich schon in meiner „Vorläufigen Mittheilung“ zog (50, pag. 10), dass dieses merkwürdige Echinoderm „vielleicht keine *Cystoidee* ist, sondern eine ächte silurische Holothurie, oder auch ein Glied jener uralten Verbindungs-Gruppe, welche von den *Cystoideen* (— oder direkt von den *Amphorideen*) zu den *Holothurien* hinüberführte“. Die Anwesenheit eines Stieles bei der jugendlichen *Ascocystis* kann gegen diese Auffassung keinen Einwand liefern, da wir auch die silurischen Stammformen der ächten Holothurien, — gleichwie aller anderen Echinodermen — uns als festsitzend vorstellen müssen; denn nur die Anpassung an die sedentäre Lebensweise erklärt die Entstehung der Pentaradial-Struktur.

Genera der Ascocystida.

Ascocystis drabowiensis BARRANDE (l. c.) — bisher die einzige bekannte Gattung dieser Familie — nimmt jedenfalls unter den bekannten Echinodermen eine sehr isolirte Stellung ein, gleichviel wie man im Speziellen die Form-Verhältnisse ihrer fossilen, wohl erhaltenen Ueberreste deuten mag. Auf Grund dieser eigenthümlichen Bildung wird jeder Forscher, welcher deren Entstehung und Beziehung zu anderen

Formen phylogenetisch zu erklären versucht, nothwendig zu dem Schlusse geführt, dass dieser isolirte Typus ursprünglich durch eine Kette von unbekannten Zwischen-Formen mit älteren, theilweise bekannten Formen zusammenhing. Diese letzteren können wir entweder unter den *Cystoideen* oder unter den *Amphorideen* suchen — und besonders unter derjenigen Gruppe, welche die Stammformen der Holothurien enthielt. Von bekannten fossilen Gruppen würden dabei unter den Amphorideen die *Palaeocystiden* in Frage kommen, unter den Cystoideen die *Agelacystiden*. Die wichtigen Umbildungen, durch welche aus einer solchen älteren Gruppe, eventuell auch direkt aus *Pentactaea*-ähnlichen Formen, die Vorfahren der *Ascocystis* sich allmählich entwickelt haben, würden vor Allem das Ambulacral-System, das Subvektiv-System und das Skelet-System betroffen haben. Die Ausbildung der fünf subtegminalen Ambulacren, welche unter den fünf perradialen Längskanten der Theca von *Ascocystis* verliefen, wird dabei ähnlich wie bei den nächst verwandten Holothurien erfolgt sein; die Hauptrolle spielte dabei die centrifugale Wanderung der fünf Primär-Tentakeln vom Oral-Pol nach dem Aboral-Pol, wie sie in der Ontogenese der meisten Anthodiaten sich noch heute palingenetisch wiederholt. Als hypothetische Genera der Ascocystiden, welche mindestens zwei Hauptstufen dieser langen Ahnenreihe bezeichnen, könnten wir provisorisch die beiden Gattungen *Psolocystis* und *Thuriocystis* aufstellen, erstere mit zehn Tentakeln und beginnender Bildung der Thecal-Ambulacren, letztere mit fünfzehn Tentakeln und fortgeschrittener Ausbildung des Anthodium.

22. Genus: **Psolocystis**, E. HAECKEL (genus hypotheticum).

Ascocystida mit zehn Brachiolen und mit beginnender Ausbildung der fünf superfizialen Ambulacren (entsprechend dem Decanemal-Stadium der jugendlichen Anthodiaten). Species hypothetica: **Psolocystis decanema.**

23. Genus: **Thuriocystis**, E. HAECKEL (genus hypotheticum).

Ascocystida mit 15 Brachiolen und mit fortgeschrittener Ausbildung der fünf Ambulacren, welche von der Oberfläche in die Tiefe wandern, unter Umbildung der superfizialen in subtegminale Subvektoren (entsprechend dem Pentadecal-Stadium der jugendlichen Anthodiaten). Species hypothetica: **Thuriocystis pentadecalis.**

24. Genus: **Ascocystis**, BARRANDE, 1887.

Ascocrinus, BARRANDE, 1843; 12, pag. 115; ZITTEL, 7, pag. 130.
Ascocystites, BARRANDE, 1887, 12, pag. 115, Pl. 32, 33.

Ascocystida mit 25 Brachiolen (Pentapalmar-Kranz) und mit vollständiger Ausbildung der fünf subtegminalen Ambulacren, welche vom Oral-Pol der verlängerten

Theca bis zum Aboral-Pol gehen. Der circorale Kranz von 25 Mundfühlern entspricht demjenigen, welchen die jugendlichen Anthodiaten im Pentapalmar-Stadium zeigen (vergl. pag. 97, Fig. 6—11, und pag. 100).

Species typica: **Ascocystis drabowiensis**, BARRANDE, 1887.

Ascocystites drabowiensis, BARRANDE, 12, pag. 115, Pl. 32, 33.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 2).

Fünfte Familie der Cystoideen:

Callocystida, BERNARD (FÉLIX), 1895.

Callocystida, BERNARD, 1895; 30, pag. 206.
Callocystida, ZITTEL, 1895; 7, pag. 156.
Taf. III, Fig. 1—26.

Familien-Charakter: Cystoideen mit radialer, oft zugleich ausgeprägt bilateraler Theca, mit fünf, vier oder zwei Radien. Platten-Panzer aus wenigen (3—4) Zonen von grossen, polygonalen Tafeln zusammengesetzt (13—20, meist 18 oder 19 Kelchtafeln). Theca mit vertikaler Hauptaxe, unten am Aboral-Pol durch einen sehr starken Stiel befestigt. Oben gehen vom Munde zwei bis fünf lange, bisweilen verästelte Ambulacral-Rinnen aus, welche regelmässig gefiedert und mit Pinnuletten besetzt sind. Freie Arme fehlen. Meistens sind drei Kammrauten vorhanden (selten nur zwei, oder mehr als drei). After excentrisch.

Die Familie der *Callocystiden* vereinigt in sich Charaktere der *Agelacystiden* und der *Glyptocystiden*; mit den ersteren theilt sie die starke Ausbildung der bandförmigen, regelmässig gefiederten Ambulacren, ohne freie Arme; mit den letzteren die Zusammensetzung der Panzer-Kapsel aus einer geringen Zahl von grossen, polygonalen Tafeln; auch sind stets wenige (meistens drei) grosse Kammrauten vorhanden, welche sich durch konstante charakteristische Form und Lage auszeichnen. Man kann die *Callocystiden* von *Agelacystiden* ableiten, bei denen die zahlreichen, kleinen Panzer-Platten gruppenweise zu grösseren Tafeln verschmolzen sind.

Die Theca der *Callocystiden* ist ursprünglich eiförmig, birnförmig oder fast kugelig, wie bei der Mehrzahl der Cystoideen; sie unterliegt aber in einigen Gattungen dieser Familie auffallenden Umbildungen, dadurch bedingt, dass von den ursprünglich ausgebildeten fünf Ambulacren eines oder drei rückgebildet werden. Stets ist die feste Panzerkapsel (— abgesehen vom Skelet der Ambulacren und der After-Pyramide —) nur aus einer geringen Zahl von grossen, polygonalen Platten zusammengesetzt (13 bis 20). Fast immer sind die 19 Tafeln so in vier horizontale Gürtel alternirend

vertheilt, dass die Stiel-Insertion von vier Basal-Platten umgeben wird; darüber liegen drei Kränze von je fünf Tafeln. Bei *Cystoblastus*, welcher zu den Blastoideen hinüberführt, sind dieselben schon ähnlich wie in dieser Klasse differenzirt. Die Beziehungen der einzelnen Platten zu den Ambulacren und den Kamm-Rauten vererben sich innerhalb der Familie konstant. Die Skulptur der Platten, die meistens einen sechsstrahligen Rippen-Stern tragen, erinnert besonders an die *Glyptocystiden.*

Der Stiel der Theca ist bei allen *Callocystiden* sehr stark und von charakteristischer Bildung, gewöhnlich ungefähr ebenso lang oder etwas länger als die Kapsel. Er stellt eine cylindrische Säule dar, welche sich nach unten konisch verdünnt, dicht geringelt erscheint und aus sehr zahlreichen, kurzen Gliedern zusammengesetzt ist. Oben, wo sich der Stiel an das Aboral-Stück der Theca ansetzt, erreicht sein Durchmesser ein Drittel oder ein Viertel von demjenigen der letzteren. In der unteren Hälfte verschmelzen die kreisrunden Stielglieder oft zu einer kompakten, konischen Säule; in der oberen Hälfte können sie bisweilen in einander geschoben werden, gleich den Stücken eines Fernrohrs (ähnlich wie am Schwanze mancher Rotatorien). Das Distal-Ende ist unten meistens zugespitzt.

Die Ambulacra der *Callocystiden* (— welche auch in dieser Familie oft noch als „angewachsene Arme" unpassend bezeichnet werden —) sind sehr entwickelt und verhalten sich ursprünglich ähnlich denjenigen der *Agelacystiden.* Während aber bei diesen die fünf Ambulacral-Bänder, welche von den fünf Mundecken entspringen, stets sehr regelmässig und gleichartig entwickelt sind, ist das bei den Callocystiden nicht der Fall. Vielmehr zeigt sich meistens (mit Ausnahme des regulär-pentaradialen *Cystoblastus*) eine auffallende Neigung zur asymmetrischen oder bilateralen Umbildung des Anthodium. Sie beginnt bei *Callocystis* damit, dass das unpaare (frontale) Ambulacrum schwächer wird als die vier übrigen. Dasselbe geht ganz verloren in der Subfamilie der vierstrahligen *Apiocystida.* Hier sind die vier Ambulacren anfänglich noch paarweise gruppirt; das laterale und posterale Paar sind bilateral-symmetrisch ausgebildet bei *Apiocystis* und *Sphaerocystis*, asymmetrisch bei *Lepadocrinus.* Dagegen zeichnet sich *Staurocystis* dadurch aus, dass die vier grossen Ambulacren (und ebenso die vier interradialen Felder zwischen ihnen) völlig gleich werden; die Kapsel nimmt hier die Gestalt eines regelmässig-vierseitigen Prisma an, und somit die regulär vierstrahlige Grundform (bei Echinodermen eine sehr seltene Form). Ebenso ist höchst seltsam die auffallende Gattung *Pseudocrinus*, bei welcher nur zwei gegenständige Ambulacren zur Ausbildung gelangen und sich in einer Meridian-Ebene gegenüberstellen (das linke laterale und das rechte posterale); man kann diese Form von *Lepadocrinus* durch Rückbildung der übrigen Ambulacren ableiten. Die Theca erscheint in Folge dessen bei dem zweistrahligen *Pseudocrinus* bilateral-komprimirt, linsenförmig, und die beiden allein vorhandenen Ambulacren bilden zusammen einen vertikalen Gürtel, welcher fast den ganzen Rand der Linse umzieht, bis zum basalen Ansatze des Stiels herab. Auch diese Form steht im ganzen Stamm der Echinodermen fast einzig da; nur die mandelförmige *Amygdalocystis* (unter den Fungocystiden) zeigt eine ähnliche biradiale Bildung (vergl. pag. 106, Fig. 15).

Eine weitere Eigenthümlichkeit mancher Callocystiden besteht darin, dass ihre bandförmigen Ambulacren sich gabelförmig theilen und unregelmässig verästeln (*Sphaerocystis* und *Anthocystis*). Wahrscheinlich ist diese Ramification durch die besonderen Bedingungen der Subvection oder Nahrungs-Zufuhr veranlasst worden.

Das Anthodium der Callocystiden erinnert mehrfach an die Verhältnisse der *Fungocystiden*. Auch hier prägt sich auffallend die bilaterale Symmetrie aus, indem das frontale Ambulacrum rudimentär oder anders entwickelt ist als die vier übrigen. Die Struktur der Ambulacren scheint dieselbe zu sein, wie bei der Ahnen-Gruppe der *Agelacystiden*. Die offenen, schmalen und langen Ambulacral-Rinnen sind regelmässig gefiedert und von zwei Reihen kleiner, alternirender Saumplättchen eingefasst. Jedes von diesen trägt eine Gelenk-Facette zur Insertion einer zweizeiligen Pinnulette. Ausserdem scheinen die schmalen Ambulacral-Rinnen und deren kurze Seitenäste (die zu den Fingern führten), mit sehr kleinen Deckplättchen bedeckt gewesen zu sein. Sehr sorgfältig hat die bemerkenswerthen Einzelheiten dieser Struktur-Verhältnisse Hall bei *Callocystis* und *Apiocystis* abgebildet (19, Vol. II, 1852, Pl. 50, 51).

Thecal-Ostien sind bei allen *Callocystiden* mindestens vier vorhanden, nämlich 1. die centrale Mundöffnung, 2. der excentrische After und 3. 4. zwei Kamm-Rauten. Gewöhnlich tritt aber dazu noch eine dritte Kamm-Raute, sowie eine feine Oeffnung rechts am Munde (Gonoporus?).

Der Mund hat in dieser Familie eine wechselnde, von der gewöhnlichen Form abweichende Gestalt, entsprechend der Zahl und Lage der Ambulacral-Rinnen, welche von ihm abgehen. Selten hat der Mund noch die ursprüngliche, regulär fünfeckige oder kreisrunde Gestalt, so bei *Cystoblastus*. Schon bei *Callocystis* und *Anthocystis* wird derselbe irregulär fünfspaltig. Bei allen übrigen Gattungen der Familie ist zugleich mit dem frontalen Ambulacrum auch die vordere Mundecke verschwunden; der Mund erscheint vierlippig oder zweilippig, meistens in Form eines Längsspaltes; von dem vorderen Mundwinkel gehen divergent die beiden lateralen, vom hinteren die beiden posteralen Ambulacral-Rinnen ab. Bei der regulär-vierstrahligen *Staurocystis* bildet der Mund ein reguläres rechtwinkeliges Kreuz. Bei *Pseudocrinus* endlich liegt der Mund als ein feiner Längsspalt oben auf dem Rande der linsenförmigen Theca (gerade gegenüber der basalen Stiel-Insertion) und setzt sich an beiden Enden direkt in die Ambulacral-Rinnen der beiden, allein vorhandenen Ambulacren fort.

Der After liegt bei allen *Callocystiden* excentrisch in der ventralen Mittellinie, in der oberen Hemisphäre der Theca, meistens an der Grenze vom oberen und mittleren Drittel ihrer Höhe. Die kreisrunde After-Oeffnung ist gross und von einer Klappen-Pyramide bedeckt, die aus 5—6 dreieckigen Anal-Plättchen sich zusammensetzt. Bisweilen ist auch noch ein Ring von kleinen (10—12) Periproctal-Plättchen erhalten (Forbes, 14, Pl. XI, Fig. 1; Pl. XIII, Fig. 6; Hall, 19, Vol. II, Pl. 51, Fig. 13).

Kamm-Rauten (*Pectinirhombi*, „*Pectinated rhombs*") sind bei allen *Callocystiden* stark entwickelt, in sehr charakteristischer Zahl, Form und Lage. Gewöhnlich sind deren drei vorhanden, zwei paarige (oben) und eine unpaare (unten am Kelch). Die beiden paarigen können als adanale Kamm-Rauten bezeichnet werden, da sie fast immer zu beiden Seiten des Afters liegen. Die dritte, unpaare Kamm-Raute (die basal-frontale) liegt dem After schräg gegenüber, vorn unten an der Frontal-Seite, gleich über der Stiel-Insertion. Bei den vierstrahligen *Apiocystida* liegt oben die eine im rechten, die andere im linken Interambulum, und zwar läuft die Rhomben-Axe rechts ungefähr parallel der ventralen Mittellinie, während sie links senkrecht auf derselben steht. Die Rhomben-Axe der unpaaren, basal-frontalen Kamm-Raute nähert sich der horizontalen, ist jedoch etwas schräg von oben und rechts nach unten und links gerichtet.

Bei dem zweistrahligen, sehr abweichenden *Pseudocrinus* liegt die unpaare Basal-Raute unten auf der rechten Seite, der After oben auf der linken Seite der linsenförmigen Theca. Bei der fünfstrahligen *Callocystis* (und *Anthocystis*) werden allgemein irrthümlich vier Kamm-Rauten beschrieben; eine aufmerksame Betrachtung der trefflichen Darstellung von HALL (19) ergiebt, dass auch hier nur die gewöhnlichen drei Rauten sich finden; die unpaare basale (irrthümlich in den Figuren 9 und 13, Pl. 50, Nr. 19, für eine „dritte obere Raute" gehalten) liegt unten rechts neben der Spitze des Frontal-Ambulacrum. Dagegen scheint *Callocystis multipora* (— vielleicht als besondere Gattung zu trennen —) ausser den drei gewöhnlichen noch zehn kleine accessorische Poren-Rauten zu besitzen (BILLINGS, 15, Pl. III). *Cystoblastus* unterscheidet sich von allen anderen Callocystiden dadurch, dass sie nur zwei schwache „Poren-Rauten" besitzt; beide liegen symmetrisch zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie, frontal-basal.

Bei allen bekannten Callocystiden besteht jeder Pectinirhombus aus zwei symmetrisch gleichen, kammförmigen Hälften, welche zwei benachbarten Kelchplatten angehören und durch deren Verbindungs-Naht getrennt sind; ihre zahlreichen parallelen Kamm-Zähne sind senkrecht zur Naht gerichtet. Wahrscheinlich hatten die Kamm-Rauten die Funktion von Madreporiten. Daneben diente vielleicht noch eine von ihnen zum Austritt der Geschlechts-Produkte. Doch findet sich bei einigen Callocystiden noch ausserdem eine feine Oeffnung, die man als Gonoporus deuten könnte, rechts neben dem Munde (*Callocystis*, *Cystoblastus* u. A.).

System der Callocystida.

Subfamilien:	Ambulacren:	Theca:	Genera:
I. Subfamilia: **Anthocystida.** Fünf Ambulacra, gleich oder ungleich entwickelt. (Grundform der Theca eine fünfseitige Pyramide).	5 Ambulacra regulär, gleich, einfach, ungetheilt, Mund kreisrund.	Theca eiförmig bis kugelig, nur mit 2 basalen Kamm-Rauten. (Querschnitt decagonal).	1. **Cystoblastus** (*Leuchtenbergi*).
	5 Ambulacra einfach, theilweise ungleich (das frontale schwächer). Mund fünfspaltig.	Theca fünfseitig pyramidal oder eiförmig, mit 3—9 oder 13 Kamm-Rauten. (Querschnitt pentagonal).	2. **Callocystis** (*Jewetti*).
	5 Ambulacra theilweise ungleich, verästelt. Mund fünfspaltig.	Theca birnförmig oder eiförmig, mit 3 Kamm-Rauten. (Querschnitt decagonal).	3. **Anthocystis** (*Halliana*).
II. Subfamilia: **Apiocystida.** Vier Ambulacra, gleich oder ungleich entwickelt. (Das unpaare, frontale Ambulacrum ist rückgebildet). Grundform der Theca eine vierseitige Pyramide.	4 Ambulacra einfach, in 2 gleichen Paaren. Mund ein Längsspalt.	Theca vierseitig pyramidal oder eiförmig, mit 3 Kamm-Rauten. (Querschnitt ein Rechteck).	4. **Apiocystis** (*elegans*).
	4 Ambulacra gabeltheilig oder verästelt, in 2 Paaren. Mund ein Längsspalt.	Theca subglobos, mit 3 Kamm-Rauten. (Querschnitt kreisrund).	5. **Sphaerocystis** (*multifasciata*).
	4 Ambulacra einfach, kreuzständig, unter sich gleich, regulär. Mundspalt ein Kreuz.	Theca vierseitig prismatisch oder fast kubisch, mit 3 Kamm-Rauten. (Querschnitt ein Quadrat).	6. **Staurocystis** (*quadrifasciata*).
	4 Ambulacra einfach, sehr ungleich und unregelmässig. Mundspalt ein Kreuz.	Theca bilateral komprimirt, mit 3 Kamm-Rauten. (Querschnitt oval).	7. **Lepadocrinus** (*Gebhardi*).
III. Subfamilia: **Pseudocrinida.** Zwei Ambulacra allein vorhanden (drei rückgebildet). Grundform der Theca eine bikonvexe Linse.	2 Ambulacra allein entwickelt, gegenständig, den Rand der vertikalen Linse umfassend. Mund ein Längsspalt.	Theca linsenförmig bikonvex, stark bilateral komprimirt, mit 3 Kamm-Rauten. (Querschnitt lanzeolat).	8. **Pseudocrinus** (*bifasciatus*).

25. Genus: **Cystoblastus**, VOLBORTH, 1869.

Cystoblastus, VOLBORTH, Jahrb. f. Mineral., 1869, pag. 124.
Text-Figur 20, 21, 22.

Callocystida mit fünf einfachen, gleichen Ambulacren, welche ganz regulär gebaut und von fünf perradialen Gabel-Platten umfasst sind. Theca fast kugelig, mit regulärem Anthodium in der oberen Hemisphäre; Querschnitt kreisrund bis decagonal. Kamm-Rauten nur ein Paar (basal-frontal).

Species typica: **Cystoblastus Leuchtenbergii**, VOLBORTH, 1870.

Cystoblastus Leuchtenbergii, VOLBORTH, Mém. Acad. Pétersb. 1870, Vol. XVI, Fig. 11—16.
QUENSTEDT, 1876; 28, pag. 684 und 724; Taf. 113, Fig. 89 und 114, Fig. 98.
ARNOLD LANG, 1894; 5, pag. 899 und 974, Fig. 640.

Fundort: **Unter-Silur** von Russland (Vaginaten-Kalk).

Das Genus *Cystoblastus* zeichnet sich vor den übrigen Callocystiden durch mehrfache auffallende Eigenthümlichkeiten aus. Das pentaradiale Anthodium ist vollkommen regulär. Unter den 18 grossen Tafeln der subglobosen Theca zeichnen sich fünf grosse perradiale Gabel-Platten aus, welche die fünf breiten eiförmigen

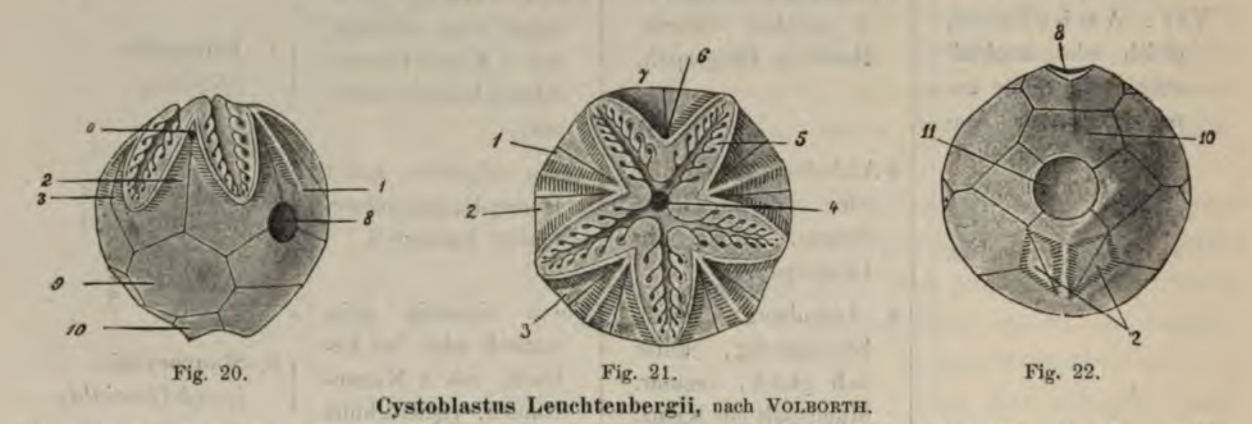


Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

Cystoblastus Leuchtenbergii, nach VOLBORTH.

Fig. 20. Ansicht von der rechten Seite und etwas von hinten, Fig. 21 von der oberen (oralen) Seite, Fig. 22 von der unteren (aboralen) Seite. 1 Interradiale Platten, 2, 3 Perradiale (furcale) Platten, 4 Mund, 5 Anthodium, 6 Gonoporus, 7 Analseite, 8 After, 9 Basal-Platte, 10 Infrabasal-Platte, 11 basaler Stiel-Ansatz, 12 die beiden basal-frontalen Kamm-Rauten.

Ambulacren in ähnlicher Weise umfassen, wie bei den Blastoideen. Die grosse excentrische After-Oeffnung liegt in halber Höhe der Kapsel. Eine kleine runde Oeffnung, welche in dem Winkel zwischen posteralem und pektoralem Ambulacrum der rechten Seite liegt, ist wahrscheinlich der Gonoporus. Kamm-Rauten sind nur zwei vorhanden; sie liegen frontal-basal, symmetrisch zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie, gleich über der kreisrunden Insertion des dicken Stieles. Die Median-Ebene, welche die Kapsel in zwei spiegelgleiche Hälften theilt, geht mitten zwischen beiden Kamm-Rauten hindurch, ebenso wie durch die Mitte des Stieles, des Afters und des

Mundes. *Cystoblastus* steht den Agelacriniden und der Stammform der Callocystiden näher als die übrigen Gattungen der Familie; sie schliesst sich aber auch anderseits an die ältesten Formen der Blastoideen an (*Codonaster*) und wird namentlich wegen der fünf Gabel-Platten als eine Uebergangs-Form zu dieser Klasse betrachtet.

26. Genus: **Callocystis,** HALL, 1852.

Callocystites, JAMES HALL, 19, Vol. II, pag. 238.
Taf. III, Fig. 18—22.

Callocystida mit fünf einfachen, zum Theil ungleichen Ambulacren. Theca fünfseitig-pyramidal oder eiförmig; Querschnitt pentagonal. Drei Kamm-Rauten, (zwei paarige adanale und eine unpaare basal-frontale); ausserdem bisweilen noch mehrere (bis zehn) accessorische.

Species typica: **Callocystis Jewettii,** HALL, 1852.

Callocystites Jewettii, HALL, 19, Vol. II, pag. 239, Pl. 50, Fig. 12—18.
Fundort: **Ober-Silur** von Nord-Amerika (Niagara-Gruppe).

Das Genus *Callocystis* ist nach meiner Auffassung eines der wichtigsten und ältesten in dieser Familie; ja man darf es geradezu als die Stamm-Gattung derselben auffassen (nur *Cystoblastus* ist älter und steht ferner). Ich beschränke den Umfang der Gattung auf jene Callocystiden, deren Kapsel ausgesprochen bilateral-asymmetrisch und zugleich pentaradial ist, im Besitze von fünf ungleichen, ungetheilten Ambulacral-Feldern. Als Typus der Gattung betrachte ich jene Form von *Callocystis Jewettii*, welche HALL (l. c. Pl. 50) in Fig. 12—18 abgebildet hat; dagegen trenne ich die andere Form, mit dichotom verzweigten Ambulacren, als Typus der folgenden Gattung ab: *Anthocystis.* Auch die Form der Theca ist in beiden Gattungen verschieden. Die Theca von Callocystis bildet eine fünfseitige Pyramide mit abgerundeten Kanten; in der Mitte ihrer pentagonalen Basis inserirt sich ein dicker cylindrischer Stiel, welcher dicht geringelt, länger als die Kapsel und gegen das distale Ende verdünnt ist. Auf der Spitze der Pyramide liegt oben der Mund, von dessen fünf Ecken die langen und schmalen, bandförmigen Ambulacren abgehen. Niemals sind alle fünf vollkommen gleich und regulär gebildet (wie bei *Cystoblastus*). Vielmehr ist stets das unpaare (frontale), das dem After gegenüber liegt, schwächer entwickelt und kürzer; oft ist auch das rechte pektorale und das linke posterale Ambulacrum kleiner als die beiden übrigen. Von den drei Kamm-Rauten liegen die beiden paarigen zu beiden Seiten des Afters, in den posteralen Interambeln; die Axe der rechten ist longitudinal, die der linken transversal. Die unpaare basale Kamm-Raute mit schiefer Axe liegt vorn unten im rechten frontalen Interambel. — Nahe verwandt der britischen Art erscheint eine nordamerikanische:

Callocystis multipora (= *Glyptocystites multiporus*, BILLINGS, 15, pag. 54, Pl. III). Zu den gewöhnlichen drei Kamm-Rauten sollen hier noch zehn kleinere accessorische kommen; besonders interessant ist aber, dass hier das unpaare frontale Ambulacrum nur noch als kleines Rudiment vorhanden ist (Uebergang zu *Lepadocrinus*).

27. Genus: **Anthocystis**, E. HAECKEL (nov. gen.).

Taf. III, Fig. 23, 24.

Callocystida mit fünf Ambulacren, welche zum Theil ungleich und unregelmässig verästelt oder gabelspaltig sind. Theca eiförmig oder birnförmig, Querschnitt pentagonal. Drei Kamm-Rauten (zwei paarige adanale, und eine unpaare basal-frontale).

Species typica: **Anthocystis Halliana**, E. HAECKEL.

Callocystites Jewettii, variet. HALL, 19, Vol. II, pag. 239, Pl. 50, Fig. 1—11.
Fundort: **Ober-Silur** von Nord-Amerika (Niagara-Gruppe).

Das Genus *Anthocystis* gründe ich für jene Formen von *Callocystis*, welche sich durch Gabeltheilung oder dichotome Verästelung der Ambulacren von dieser Stamm-Gattung entfernen. Die Theca ist in Folge dieser stärkeren Entfaltung des Anthodium im oberen Theile mehr ausgedehnt (birnförmig oder eiförmig); umgekehrt wie bei *Callocystis* (mit einfachen Ambulacren und pyramidaler Kapsel). Gewöhnlich scheint bei *Anthocystis* das unpaare frontale Ambulacrum einfach und ungetheilt zu sein, während die vier anderen gabeltheilig sind. In dem von HALL abgebildeten Individuum (l. c. Fig. 9) ist auch das rechte posterale Ambulacrum ungetheilt. Die drei Kammrauten verhalten sich wie bei *Callocystis*.

28. Genus: **Apiocystis**, E. FORBES, 1848.

Apiocystites, EDWARD FORBES, 14, pag. 501.
Taf. III, Fig. 4—9.

Callocystida mit vier einfachen, gleichen Ambulacren, welche paarweise von den beiden Ecken des langen Mundspaltes entspringen. Theca vierseitig-prismatisch oder länglich-eiförmig, mit vier abgerundeten Kanten; Querschnitt rechteckig. Drei Kamm-Rauten (zwei paarige adanale und eine unpaare basal-frontale).

Species typica: **Apiocystis pentremitoides**, E. FORBES, 1848.

Apiocystites pentremitoides, EDWARD FORBES, 14, pag. 503, Pl. XV.
Fundort: **Ober-Silur** von England (Dudley).

Das Genus *Apiocystis* behalte ich bei für jene Formen der Callocystiden, bei denen nur vier gleiche und einfache Ambulacra vorhanden sind, welche paar-

weise auf die beiden Antimeren der Kapsel sich vertheilen. Das unpaare Frontal-Ambulacrum (welches schon bei *Callocystis multipora* rudimentär wurde) ist hier ganz verloren gegangen. Der Mund bildet bei der britischen *Apiocystis pentremitoides* einen Längsspalt, von dessen beiden Ecken (vorn und hinten) zwei paarige Ambulacren abgehen (— in der Figur 4 von FORBES (l. c.), welche leicht zu irrthümlicher Auffassung führen könnte, ist der Längsspalt quergestellt —). Sehr genau ist seine Bildung, sowie die ganze Tafelbildung der Kapsel, von HALL bei der nahe verwandten nordamerikanischen Art dargestellt: *Apiocystis elegans* (aus dem Ober-Silur von Lockport; 19, Vol. II, 1852, pag. 243, Pl. 51, Fig. 1—17). Hier sind auch die fünf Klappen der After-Pyramide sorgfältig abgebildet, sowie die Doppelreihen der kleinen Saumplättchen, welche die Ambulacral-Furchen und ihre Fiederäste bedecken. Die drei Kamm-Rauten verhalten sich wie bei allen vierstrahligen Callocystiden: Die unpaare basale liegt unten im Frontal-Feld (dem posteralen After diagonal gegenüber); die beiden paarigen liegen in den Lateral-Feldern, rechts und links.

29. Genus: **Sphaerocystis**, HALL, 1859.

Sphaerocystites, JAMES HALL, 19, Vol. III, pag. 130.
Taf. III, Fig. 10—13.

Callocystida mit vier verästelten und theilweise ungleichen Ambulacren, welche paarweise von den beiden Ecken des langen Mundspaltes entspringen. Theca fast kugelig (oder oktaëdrisch mit abgerundeten Kanten und Ecken). Querschnitt fast kreisrund. Drei Kamm-Rauten (zwei paarige adanale und eine unpaare basalfrontale).

Species typica: **Sphaerocystis multifasciata**, HALL, 1859.

Sphaerocystites multifasciatus, HALL, 19, Vol. III, pag. 130, Pl. 7 A, Fig. 1—4.
Fundort: Unter-Devon von Nord-Amerika (Unter-Helderberg).

Das Genus *Sphaerocystis* unterscheidet sich von der vorhergehenden Stamm-Gattung *Apiocystis* durch die grössere Ausdehnung und die unregelmässige Verästelung der vier Ambulacra, welche auch hier paarweise von der vorderen und hinteren Ecke des Mundspaltes entspringen. In der von HALL gegebenen Abbildung finden sich 18 Aeste; von diesen kommen drei auf das rechte laterale, vier auf das linke laterale, fünf auf das rechte posterale und sechs auf das linke posterale Ambulacrum. Hinter der longitudinalen Mundspalte (welche in der ventralen Mittellinie liegt, findet sich der After; vor derselben eine kleine „dritte Oeffnung" (Gonoporus). Von den drei Kamm-Rauten liegt die unpaare vorn unten im Frontalfeld; die beiden lateralen zu beiden Seiten der Mundspalte (die rechte mit ihrer Axe derselben parallel, die linke senkrecht darauf).

30. Genus: **Staurocystis**, E. HAECKEL (nov. gen.).

Taf. III, Fig. 1—3.

Callocystida mit vier einfachen, gleichen Ambulacren, welche ein reguläres rechtwinkeliges Kreuz bilden und auf den vier Kelch-Kanten bis zum Stiel-Ansatz hinabwachsen. Theca vierseitig-prismatisch, mit quadratischem Querschnitt. Drei Kamm-Rauten (zwei paarige adanale und eine unpaare basal-frontale).

Species typica: **Staurocystis quadrifasciata**, E. HAECKEL.

Pseudocrinites quadrifasciatus, E. FORBES, 1848; 14, pag. 498, Pl XIII, Fig. 1—13.
Pseudocrinus quadrifasciatus, QUENSTEDT, 1876; 28, pag. 680, Tab. 113, Fig. 77, 78.
Fundort: **Ober-Silur** von England (Dudley).

Das Genus *Staurocystis* gründe ich für jene Formen von *Pseudocrinites*, welche sich durch ihren regelmässig vierstrahligen Bau auffallend auszeichnen. Die Theca bildet ein reguläres vierseitiges Prisma, dessen abgerundete Kanten von den vier breiten und starken Ambulacren eingenommen werden. Diese sind in ihrer ganzen Länge mit zwei Reihen von zweizeiligen Pinnuletten besetzt und bilden oben ein reguläres rechtwinkeliges Kreuz, in dessen Mitte der quadratische Mund liegt. Unten wachsen die Ambulacren, schmäler werdend, bis zur Basis der Kapsel hinab, wo sie den breiten Ansatz des konischen Stieles berühren. Dieser ist sehr stark, etwas länger als die Theca, dicht geringelt und gegen das aborale Ende zugespitzt. Die vier eiförmigen Interambula sind mit wenigen (6—8) grossen polygonalen Platten belegt; im posteralen liegt oben der After (mit sechsklappiger Pyramide), im frontalen (unten gegenüber) die unpaare Kammraute; in den beiden lateralen (rechts und links) oben je eine von den paarigen Pectinirhomben. Von *Staurocystis quadrifasciata* unterscheidet sich eine zweite, verwandte Art (*Staurocystis oblonga*) durch längeren, mehr eiförmigen Kelch und viel schmälere Ambulacra. (FORBES l. c., pag. 499, Pl. XIV, Fig. 1—14). Vielleicht gehört zu dieser Gattung auch die kugelige, regulär-vierstrahlige Cystoidee, welche BARRANDE als *Staurosoma rarum* beschrieben hat (12, pag. 81, Pl. 31, III, Fig. 1—16); ferner *Tiarocrinus quadrifrons* von LUDWIG SCHULTZE (1866, Echinodermen des Eifel-Kalks, pag. 114, Taf. XIII, Fig. 8).

31. Genus: **Lepadocrinus**, CONRAD, 1840.

Lepadocrinus (= *Lepocrinus* vel *Lepocrinites*), HALL, 1859, Vol, III, pag, 125, Pl. VII.
Taf. III, Fig. 14—17.

Callocystida mit vier ungleichen, asymmetrisch entwickelten, einfacheren Armen. Theca stark bilateral-asymmetrisch; Querschnitt eiförmig. Drei Kamm-Rauten (zwei paarige adanale und eine unpaare basal-frontale.)

Species typica: **Lepadocrinus Gebhardi**, HALL, 1859.

Lepocrinites Gebhardi, CONRAD, 1840; Ann. Report Pal. New York, pag. 207.
Lepadocrinus Gebhardi, HALL, 1859, 19, Vol III, pag. 127, Pl. VII.
Fundort: **Unter-Devon** von Nord-Amerika (Unter-Helderberg).

Das Genus *Lepadocrinus* zeichnet sich unter den vierstrahligen Callocystiden durch die auffallende Asymmetrie des bilateralen Anthodium und der Theca aus. Die Axe der Kapsel steht schief geneigt, indem ihre Wölbung hinten auf der Anal-Seite unten stärker ist, während gegenüber auf der Frontal-Seite das längste Ambulacrum eingesenkt ist. Rechts und links ist der asymmetrische Kelch oben komprimirt. Die vier Ambulacra bilden oben ein asymmetrisches Kreuz; das linke pektorale ist viel grösser als die drei anderen und reicht bis zum Stiel-Ansatz herab. Auch das gegenüberliegende (rechte posterale) Ambulacrum ist grösser als die beiden übrigen. Denkt man sich diese letzteren rückgebildet, so erhält man den Uebergang zu *Pseudocrinus*. Die drei Kamm-Rauten verhalten sich in ihrer Lage sehr ähnlich wie bei *Apiocystis*. Der starke cylindrische Stiel von *Lepadocrinus* ist doppelt so lang als die Theca, in der oberen Hälfte dicht geringelt; in der unteren Hälfte sind die Glieder zu einer homogenen Masse verschmolzen. Die schwedische Art (von Gotland), welche ANGELIN sehr gut abgebildet hat, ist von der nordamerikanischen als Species zu trennen: *Lepadocrinus Angelini* (13, pag. 32, Tab. XI, Fig. 29—35; Tab. XIX, Fig. 18—18c).

32. Genus: **Pseudocrinus**, PEARCE, 1843.

Pseudocrinites, PEARCE, 1843; Report of the Dudley Museum.
Phacocystis, E. HAECKEL, 1895, 50, pag. 9.
Taf. III, Fig. 25, 26.

Callocystida mit zwei einfachen, gegenständigen Ambulacren, welche den kreisrunden oder elliptischen Rand der linsenförmigen Theca umfassen. Querschnitt der bikonvexen Theca lanzeolat. Drei Kamm-Rauten (zwei paarige adanale und eine unpaare basal-frontale).

Species typica: **Pseudocrinus bifasciatus**, PEARCE (l. c.).

Pseudocrinites bifasciatus, E. FORBES, 1848; 14, pag. 496, Pl. XI, Fig. 1—7.
Phacocystis bifasciata, E. HAECKEL, 50, pag. 9.
Fundort: **Ober-Silur** von England (Dudley).

Das Genus *Pseudocrinus* beschränke ich hier auf jene Formen von *Pseudocrinites*, welche sich durch ihren auffallenden zweistrahligen Bau von allen anderen Cystoideen (— und von allen Echinodermen überhaupt —) unterscheiden. Es gehören hierher zwei britische Arten aus dem Ober-Silur von Dudley; beide sind so sorg-

fältig beschrieben und abgebildet, dass an der Richtigkeit der Darstellung wohl kein Zweifel erlaubt ist. Die bilateral-komprimirte, scheibenartige Theca hat die Form einer bikonvexen, kreisrunden (oder etwas elliptischen) Linse, deren Rand von zwei gegenständigen Ambulacren eingenommen ist; die Linse steht senkrecht auf ihrem Rande. Ein dicker, cylindrischer Stiel, etwas länger als der Durchmesser der Linse, ist am Rande derselben, unten am Aboral-Pol der vertikalen Hauptaxe befestigt. Oben gegenüber, am Oral-Pol befindet sich die kleine Mundöffnung, ein schmaler Spalt, von dessen beiden Ecken die zwei gegenständigen Ambulacral-Rinnen abgehen, von derselben Bildung wie bei *Staurocystis*. Die Zahl der zweizeiligen Pinnuletten-Paare, welche die beiden Ränder jeder Rinne säumen, beträgt jederseits bei *Pseudocrinus bifasciatus* 12—16, bei dem grösseren *Pseudocrinus magnificus* 30—34 (Forbes l. c., pag. 497, Pl. XII). Der Panzer wird auf jeder Seite der Linse durch wenige (auf vier Zonen vertheilte) grosse hexagonale Platten gebildet. Auf der einen (linken) Seite der Theca liegt hinten der After, vorn die linke obere Kamm-Raute; auf der entgegengesetzten (rechten) Seite liegt oben hinten die andere adanale Kamm-Raute, unten vorn die frontal-basale, unpaare Kamm-Raute.

Sechste Familie der Cystoideen:

Glyptocystida, E. Haeckel, 1895.

Glyptocystida, E. Haeckel, 1895; 50, pag. 10.
Caryocrinida, Félix Bernard, 1895; 30, pag. 205.
Caryocrinida, Zittel, 1895; 7, pag. 155.
Taf. IV, Fig. 14—38.

Familien-Charakter: Cystoideen mit radial-bilateraler, oft fast kugeliger Theca (ursprünglich triradial oder pentaradial). Eine ventrale Kelchdecke ist vom dorsalen Kelche durch einen Arm-Gürtel geschieden. Platten-Panzer des Kelches aus wenigen (3—4) Zonen von grossen, polygonalen Tafeln zusammengesetzt (13—20, meist 18 oder 19 Kelchtafeln). Theca mit vertikaler Hauptaxe, unten am Aboral-Pol durch einen starken Stiel befestigt. Oben gehen vom Munde drei oder fünf kurze, verdeckte oder subtegminale Ambulacral-Rinnen aus, mit wenigen kurzen Aesten, an deren Enden freie Arme stehen. After excentrisch.

Die Familie der *Glyptocystida* (= *Caryocrinida*) schliesst sich in der Panzer-Täfelung der Theca unmittelbar an die vorhergehenden *Callocystida* an, unterscheidet sich aber von ihnen durch den Besitz freier, gegliederter Brachiolen, welche am Ende von kurzen (meist subtegminalen) Subvektoren stehen. Damit ist zugleich verknüpft die Ausbildung eines Gegensatzes zwischen dem dorsalen Kelch (*Hypotheca*, *Calyx*) und der ventralen Kelchdecke (*Epitheca*, *Epicalyx*); beide werden getrennt durch

den Kelchgürtel (*Thecozona*), d. h. den Insertions-Kranz der Aermchen. Hierdurch, sowie durch die bestimmtere Täfelung der Theca, schliessen sich die Glyptocystiden enger an die ächten *Crinoideen* an; sie unterscheiden sich aber von diesen wieder durch die geringe Entwickelung der Arme und durch die tiefe dorsale Lage des Afters, sowie dessen Klappen-Pyramide. Da eine dritte Kapsel-Oeffnung (— Gonoporus —) bei den Glyptocystiden nicht nachzuweisen ist, lässt sich auch nicht sicher entscheiden, ob sie *Monorchonia* waren (ächte Cystoideen) oder *Pentorchonia* (ächte Crinoideen). Vergl. oben pag. 73 und 88.

Die beiden Grundzahlen in der radialen Gliederung der Echinodermen, Drei und Fünf, treten auch in dieser hoch entwickelten Cystoideen-Familie noch nebeneinander auf; ich vertheile danach die zahlreichen Gattungen derselben auf zwei Subfamilien; die niedere Gruppe der Hexalacystida (mit der Stammform *Hemicosmites*) ist ursprünglich dreistrahlig; dagegen die höhere Subfamilie der Sycocystida (mit der Urform *Sycocystis*) fünfstrahlig. Die Beziehungen der ersteren zu den letzteren sind ähnliche, wie wir sie früher unter den Palaeocystiden zwischen *Arachnocystis* und *Echinosphaera* angetroffen haben. (Vergl. pag. 63 und 67.)

Die Theca der *Glyptocystida* ist ursprünglich eiförmig, rundlich birnförmig, oder fast kugelig, wie bei der Mehrzahl der Cystoideen. Sie behält diese abgerundete Form bei den meisten *Hexalacystida*; dagegen wird sie bei den *Sycocystida* gewöhnlich stark polyedrisch, indem die grossen Kelchtafeln aussen nicht mehr konvex gewölbt, sondern abgeplattet sind und ihre Naht-Ränder stark vorspringen. In der Dorsal-Kapsel (*Hypotheca*) oder dem eigentlichen Kelche (*Calyx*) ist der Platten-Panzer aus wenigen (13—20) grossen polygonalen Tafeln zusammengesetzt (— gewöhnlich 18 oder 19 —), und diese sind in drei oder vier transversale Zonen geordnet. Bei der Mehrzahl der Glyptocystiden folgen aufeinander: I. Eine Basal-Zone (B.) mit vier Tafeln (einem Paar kleineren vorderen und einem Paar grösseren hinteren); II. eine Costal-Zone (C.) mit fünf oder sechs grossen Tafeln (sechs bei den triradialen *Hexalacystida*, fünf bei den pentaradialen *Sycocystida*); III. eine Dorsal-Zone (D.) mit acht, neun oder zehn kleineren Tafeln, welche bald in einen, bald in zwei Gürtel geordnet sind. Nun folgt der Kelchgürtel, die Thecozona, welche durch die Insertions-Stellen der Brachiolen gebildet wird; und über diesen, innerhalb des Arm-Kranzes, liegt die Ventral-Kapsel (*Epitheca*), oder die Kelchdecke (*Epicalyx*). Sie ist meistens von beschränkter Ausdehnung und wird durch eine wechselnde Zahl von kleinen Tafeln gebildet; meistens ist dieselbe sehr schlecht konservirt.

Die Grundform der Theca zeigt bei den meisten *Glyptocystiden* eine eigenthümliche Kombination von triradialer oder pentaradialer Grundlage (— bedingt durch die Arm-Entwickelung —) und von bilateraler Asymmetrie (— bedingt durch die After-Lage und den Stiel-Ansatz —). Die Ungleichheit beider Antimeren ist bei den pentaradialen *Sycocystiden* auffallender als bei den triradialen *Hexalacystiden*; sie tritt um so mehr hervor, je stärker sich unten auf der Ventral-Seite ein grosses Anal-Feld vorwölbt. Die besondere Form und Grösse der einzelnen Kelchplatten ist

in den Gattungen und Arten der Glyptocystiden vielfach verschieden, und wichtig für die Species-Unterscheidung.

Die Struktur der Panzer-Platten ist in dieser Familie sehr mannigfaltig; bei den meisten ist eine zierliche Skulptur der Oberfläche gewöhnlich sehr ausgeprägt, wie schon der Name der Familie andeutet; in der Mitte der grösseren Kelchtafeln (mit Ausnahme der vier basalen) erhebt sich gewöhnlich ein Central-Hügel, von welchem sechs erhabene Stern-Rippen nach den sechs Ecken ausstrahlen; oft sind dieselben von zierlichen Körner- oder Tuberkel-Reihen (oder scheinbaren Poren) begleitet. Parallel den Rändern der Tafeln laufen erhabene konzentrische Wachsthums-Linien. Bei *Hexalacystis* und *Echinocystis* tragen die grossen Kelchtafeln eine Central-Warze, auf welcher ein beweglicher Stachel gesessen zu haben scheint. Gewöhnlich werden auch stark entwickelte Poren-Rauten als charakteristisch für alle *Glyptocystida* betrachtet; dieselben sind aber sehr verschieden entwickelt, sehr stark z. B. bei *Homocystis*, während sie bei der kaum davon verschiedenen *Mimocystis* ganz fehlen. Bei *Caryocrinus* sind die Poren-Rauten sehr gut ausgebildet, bei seiner Ahnen-Form *Hemicosmites* sehr schwach oder gar nicht. Poren-Rauten fehlen auch den beiden Gattungen *Cryptocrinus* (mit glatten, ganz dichten Tafeln) und *Hypocrinus* (mit glatten, fein porösen Tafeln). *Glyptocystis* hat 10—13 Poren-Rauten, *Sycocystis* nur drei. Es ergiebt sich schon hieraus, dass diese Bildungen keineswegs die hohe Bedeutung besitzen, die man ihnen bisher zuschrieb (vergl. pag. 22).

Der Stiel der Theca ist in den beiden Subfamilien der *Glyptocystida* sehr verschieden. Bei den trinomalen *Hexalacystida* ist er meistens sehr dünn und lang, cylindrisch, geringelt, aus gleichartigen dünnen Scheiben zusammengesetzt, welche sich nicht in einander schieben. Bei den pentanomalen *Sycocystida* hingegen ist der Stiel meistens dick und kurz (etwa so lang als der Kelch), dicht geringelt, oben cylindrisch, unten konisch zugespitzt; die zahlreichen Stiel-Ringe können in einander geschoben werden, gleich den Röhren eines Teleskops oder den Schwanzgliedern mancher Rotatorien (ähnlich wie bei den *Callocystida*).

Die Brachiolen oder „Aermchen", welche sich bei allen Glyptocystiden aus dem Kelchgürtel erheben, sind meistens sehr dünne gegliederte Fäden, welche bald einzeilig, bald zweizeilig zu sein scheinen; sie finden sich selten gut erhalten. Aber ihre Insertions-Flächen am Kelch-Gürtel sind stets deutlich nachweisbar und von grösster Wichtigkeit für die Unterscheidung der Genera. In beiden Subfamilien finden sich primäre Gattungen mit der einfachen Tentakel-Zahl: drei bei *Hemicosmites*, fünf bei *Sycocystis* und *Echinocystis*. Unter den trinomalen Hexalacystiden besitzt *Hexalacystis* sechs, *Enneacystis* neun, *Caryocrinus* zwölf (oder 13) Brachiolen. Unter den pentanomalen Sycocystiden haben drei alte böhmische Gattungen zehn Aermchen (*Lichenocystis*, *Mimocystis*, *Homocystis*); dagegen besitzt *Glyptocystis* 25 (in fünf Gruppen zu je fünf) und *Palmacystis* 30 (in fünf Gruppen zu je sechs). Diese Zahlen-Differenzen sind desshalb von hoher morphologischer und taxonomischer Bedeutung, weil sie mit korrelativen Veränderungen in der Tafel-Struktur der Theca

Hand in Hand gehen, und weil sie auf einer gesetzmässigen Multiplikation der ursprünglich einfachen (drei oder fünf) Primär-Tentakeln beruhen.

Die Subvektoren oder die perradialen „Ambulacral-Rinnen", welche von den drei oder fünf Mundecken zu der Basis der Brachiolen gehen, scheinen bei allen Glyptocystiden subtegminal zu verlaufen; sie sind aber nur selten deutlich nachweisbar. Bei *Hemicosmites*, den ich für die älteste Form der ganzen Familie halte, hat sie JOHANNES MÜLLER 1854 sehr genau beschrieben (25, pag. 61, Taf. VI, Fig. 4, 5). Die drei „Ambulacral-Rinnen" erscheinen hier als drei gleiche Kanäle, welche von den drei Ecken des centralen Mundes unter gleichen Winkeln abgehen und geradlinig zu den Insertionsflächen der drei Arme verlaufen. Die untere Wand dieser drei Subvektiv-Kanäle wird von den sechs grossen polygonalen Tafeln der Epitheca gebildet, ihre obere Wand dagegen von zahlreichen kleinen irregulär-polygonalen Plättchen. Wahrscheinlich bilden diese „Deckplättchen" ein geschlossenes Dach über dem Munde und den drei subtegminalen Rinnen, deren Eingang drei Poren an der Ventral-Seite der Arm-Insertion darstellen. Bei den nächst verwandten, von *Hemicosmites* direkt abzuleitenden Hexalacystiden (— früher „*Caryocrinus*"-Formen —) ist die dreieckige oder sechseckige Epitheca grösser und schon lange als eine gewölbte „Kelchdecke" beschrieben, welche vollkommen geschlossen ist und nur am Rande eine einzige Oeffnung besitzt, den After (BUCH, 11, Taf. I, Fig. 1; HALL, 19, Vol. II, Pl. 49, Fig. 1v, 1x). Die Mitte der getäfelten Decke wird von einer centralen Epistomal-Platte eingenommen und einem Kranze von 6—8 anstossenden Peristomal-Platten; um diesen herum liegt ein äusserer (marginaler) Gürtel von 15—20 kleineren irregulären Plättchen. Dann folgt der Kelchgürtel mit den Insertions-Flächen der (6—13) Arme. Wir müssen annehmen, dass an deren ventraler Seite sich die Subvektiv-Rinne der Arme in geschlossene Subvektoren fortsetzt, welche unter der Kelchdecke zu dem „unterirdischen" Munde laufen.

„Subtegminale Subvektoren" dieser Art sind wahrscheinlich bei allen *Glyptocystida* vorhanden gewesen, bei den fünfstrahligen *Sycocystida* ebenso gut wie bei den dreistrahligen *Hexalacystida*. Wir kennen sie aber bei den meisten nicht sicher, da die Kelchdecke nur selten gut konservirt ist. Ich beziehe auf die Epitheca der Sycocystiden die *Hydrophora palmata*, welche BARRANDE genau abgebildet, aber irrthümlich auf die Amphorideen-Genera *Aristocystis*, *Pirocystis* und *Craterina* bezogen hat (vergl. oben pag. 92). Bei *Glyptocystis* (*pennigera*) bilden die 15 peristomalen (oder die fünf dreitheiligen) Tafeln der Kelchdecke nur den unteren Boden des pentaradialen Anthodiums, dessen obere Decke aus den (nicht konservirten) Deckplättchen zusammengesetzt war. Vom Ende einer jeden der fünf kurzen Ambulacral-Rinnen gingen fünf Aeste an die fünf zweizeiligen Brachiolen, die hier fächerförmig sich erheben (vergl. F. SCHMIDT 18, Taf. I, Fig. 7 g, 7 h). Bei *Palmacystis*, wo die fünf Subvektoren der Hydrophora palmata je sechs divergente Aeste zeigen, waren 30 Brachiolen vorhanden (8, pag. 409, Fig. 108).

Thecal-Ostien sind bei den *Glyptocystida* stets zwei anzunehmen, der centrale Mund und der excentrische After. Die Mundöffnung ist, wenn die vor-

hergehenden Deutungen richtig sind, allgemein unter der Kelchdecke versteckt gewesen, also **subtegminal**, wie bei den *Hypascocrinen* (8, pag. 461). Die unterirdischen Subvektoren, welche von ihm direkt zu den Armen führten (drei bei den *Hexalacystida*, fünf bei den *Sycocystida*) öffneten sich erst an der Basis der Arme (auf deren Ventral-Seite) und gingen hier in deren offene Armrinnen über.

Die Afteröffnung (— früher irrthümlich für den Mund gehalten —) ist stets excentrisch und von ansehnlicher Grösse. Bei *Hemicosmites* und bei sämmtlichen (?) *Sycocystiden* liegt sie auf der Bauchseite unterhalb des Kelchgürtels, meistens sogar in der unteren Kelchhälfte; bei *Glyptocystis* findet sich hier eine sehr grosse, schief eiförmige Oeffnung, die wahrscheinlich von einer dehnbaren getäfelten After-Decke geschlossen war. Bei den meisten *Hexalacystiden* hingegen liegt der After weiter oben, gleich unterhalb des Armgürtels, oder sogar etwas über demselben, also auf der Kelchdecke (wie bei den Crinoideen). Die Klappen-Pyramide, welche den After schliesst, ist ansehnlich, meist aus 5—6 triangulären Tafeln zusammengesetzt.

System der Glyptocystida.

Subfamilien:	Brachiolen:	Theca:	Genera:
I. Subfamilia: **Hexalacystida** (*Caryocrinida*).			
Theca ursprünglich triradial, mit 3 (oder x × 3) Brachiolen. Stiel der Theca meistens lang, und dünn, cylindrisch, aus gleichartigen dünnen Scheiben zusammengesetzt.	3 Brachiolen (perradial).	Theca birnförmig oder fast kugelig. Gürtel dreieckig.	1. **Hemicosmites** (*piriformis*).
	6 Brachiolen (3 perradiale und 3 interradiale).	Theca hexagonal-prismatisch. Gürtel sechseckig.	2. **Hexalacystis** (*verrucosa*).
(*Glyptocystida trinoma*).	9 Brachiolen (3 perradiale Paare und 3 einfache interradiale).	Theca eiförmig. Gürtel dreieckig.	3. **Enneacystis** (*Buchiana*).
Tafeln des Kelches gewölbt, ihre Ränder wenig vorspringend.	12 (oder 13) Brachiolen (3 perradiale Paare und 3 interradiale Paare.	Theca eiförmig oder fast kugelig. Gürtel kreisrund oder sechseckig.	4. **Caryocrinus** (*ornatus*).

Subfamilien:	Brachiolen:	Theca:	Genera:
II. Subfamilia: **Sycocystida** (*Cryptocrinida*). Theca ursprünglich pentaradial, mit 5 (oder x × 5) Brachiolen. Stiel der Theca meistens konisch, oben dick, unten dünn; aus zahlreichen Ringen zusammengesetzt, welche gleich Teleskop-Ringen in einander geschoben werden können.	5 Brachiolen (perradial) Theca polyedrisch-bilateral, mit 19 Tafeln, mit Rippen oder Stacheln.	Hypotheca mit Rippensternen, ohne Stacheln.	5. **Sycocystis** (*angulosa*).
		Hypotheca ohne Rippensterne, mit Stacheln.	6. **Echinocystis** (*armata*).
	5 Brachiolen (perradial) Theca fast kugelig, glatt, mit 13 Tafeln, ohne Rippen und Stacheln.	C-Tafeln und D-Tafeln wenig verschieden, dicht, nicht porös.	7. **Cryptocrinus** (*cerasus*).
		C-Tafeln porös, viel grösser als die D-Tafeln.	8. **Hypocrinus** (*Schneideri*).
(*Glyptocystida pentanoma*). Tafeln des Kelches flach, ihre Ränder stark vorspringend.	10 Brachiolen (5 perradiale alternirend mit 5 interradialen). Theca cylindrisch-polyedrisch oder prismatisch.	Theca ungestielt, Tafeln ohne Rippen-Stern, ohne Poren-Rauten.	9. **Lichenocystis** (*prisca*).
		Theca gestielt, Tafeln mit Rippen-Stern, ohne Poren-Rauten.	10. **Mimocystis** (*bohemica*).
		Theca gestielt, Tafeln mit Rippen-Stern, mit Poren-Rauten.	11. **Homocystis** (*altera*).
	25 Brachiolen (5 perradiale Armstämme mit je 5 fächerförmig divergenten Aesten (*Ambulacra palmata*).	Theca polyedrisch, bilateral, stark asymmetrisch, mit einem grossen Anal-Feld auf der gewölbten Bauchseite.	12. **Glyptocystis** (*pennigera*).
	30 Brachiolen (5 perradiale Armstämme mit je 6 fächerförmig divergenten Aesten (*Ambulacra palmata*).	Theca birnförmig-polyedrisch (bilateral?) (mit Kamm-Rauten?)	13. **Palmacystis** (*palmata*).

33. Genus: **Hemicosmites**, Leopold Buch, 1840.

Hemicosmites, LEOPOLD BUCH, 1840, in Karsten's Archiv für Bergbau, Bd. 15, pag. 32, Taf. I.

Taf. IV, Fig. 14, 15.

Glyptocystida mit drei perradialen Brachiolen. Theca rundlich, birnförmig oder fast kugelig, mit dreieckigem Gürtel, unten allmählich in den kurzen Stiel übergehend. Hypotheca mit 19 polygonalen Tafeln (4 B, 6 C, 9 D). Epitheca mit sechs grossen Platten (drei perradialen und drei interradialen).

Species typica: **Hemicosmites piriformis**, Leopold Buch, 1840.

Hemicosmites piriformis, L. Buch, 1845, 11, pag. 20, Taf. I, Fig. 11, 12.
Hemicosmites piriformis, Joh. Müller, 1854, 25, pag. 61, Taf. VI, Fig. 4, 5.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Hemicosmites* ist als die älteste und primitivste Form unter den Glyptocystiden zu betrachten; es ist wahrscheinlich die Stamm-Gattung dieser ganzen Familie, oder doch wenigstens der triradialen Subfamilie: *Hexalacystida*. Die übrigen drei Gattungen der letzteren lassen sich alle durch Multiplikation der Arme von der dreiarmigen *Hemicosmites* ableiten (vergl. oben pag. 138). Anderseits schliesst sich diese Stammform eng an die dreiarmigen *Trinemacystida* und die triradialen *Fungocystida* an. Sie entfernt sich aber von diesen ältesten Formen durch die geringe Zahl, bedeutendere Grösse und bestimmte Anordnung der Panzer-Platten (19 in der Hypotheca, 6 in der Epitheca, zusammen 25). Darin nähert sie sich — ebenso wie alle anderen *Glyptocystida* — den *Callocystida*. Die Trennung des dorsalen und ventralen Kapsel-Theiles ist bei *Hemicosmites* noch nicht so ausgesprochen, wie bei den übrigen Gattungen der Familie; das regulär-triradiale Anthodium nimmt nur einen beschränkten Raum an dem gewölbten Aktinal-Pol der Theca ein. Die drei kurzen Subvektoren sind mit kleinen Deckplättchen belegt und öffnen sich erst an der Basis der drei Arme in deren ventrale Rinnen. Der After liegt tiefer als bei den übrigen Caryocriniden, etwa in halber Kelchhöhe, und ist mit einer Pyramide von fünf oder sechs Klappen bedeckt.

34. Genus: **Hexalacystis**, E. Haeckel (nov. gen.).

Caryocrinus (et *Caryocrinites*), Autorum, partim!
Taf. IV, Fig. 16, 17.

Glyptocystida mit sechs Brachiolen (drei perradialen und drei interradialen). Theca hexagonal-prismatisch oder polyedrisch, mit hexagonalem Gürtel, scharf von dem dünnen Stiele abgesetzt. Hypotheca mit 19 polygonalen Tafeln (4 B, 6 C, 9 D). Epitheca wahrscheinlich mit zwölf Platten (?).

Species typica: **Hexalacystis verrucosa**, E. Haeckel.

Hemicosmites verrucosus, Eichwald, 1860; 17, pag. 636, Tab. 32, Fig. 3a, 3b.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Hexalacystis* gründe ich für jene Formen der *Caryocrinida*, welche sich durch die Sechszahl der Arme auszeichnen; zu den drei primären, perradialen Brachiolen von *Hemicosmites* sind hier noch drei sekundäre, interradiale Aermchen gekommen, welche mit den ersteren alterniren. In Folge dessen hat auch der Kelch eine ausgeprägt sechsstrahlige Form angenommen, wie sie namentlich

eine untersilurisch-baltische Form sehr deutlich zeigt, die EICHWALD unter dem Namen *Hemicosmites verrucosa* abgebildet hat (17, l. c.). Der grosse Kelch, ungefähr ein Zoll im Durchmesser, bildet ein regelmässig sechsseitiges Prisma, dessen obere Fläche von der gewölbten Kelchdecke, die untere von der vierseitig pyramidalen Kelchbasis eingenommen wird. Die vier Basal-Tafeln sind glatt; die sechs costalen (unteren) und neun scapularen (oberen) Tafeln der vertikalen Kelchwand tragen einen stark vorspringenden Rippenstern und in dessen Mitte eine starke Warze, die vielleicht den Gelenkhöcker eines Stachels bildete.

35. Genus: **Enneacystis**, E. HAECKEL (nov. gen.).

Caryocrinus (et *Caryocrinites*), AUTORUM, partim!
Taf. IV, Fig. 18, 19.

Glyptocystida mit neun Brachiolen (drei perradialen Arm-Paaren und drei interradialen einfachen Armen). Theca eiförmig oder umgekehrt birnförmig, etwas dreiseitig, mit dreieckigem Gürtel, scharf von dem dünnen Stiele abgesetzt. Hypotheca mit 18 polygonalen Tafeln (4 B, 6 C, 8 D). Epitheca mit 30—35 Platten (darunter sechs grössere centrale).

Species typica: **Enneacystis Buchiana**, E. HAECKEL.

Caryocrinus ornatus, LEOPOLD BUCH, 1845; 11, pag. 1, Taf. I, Fig. 1—7; Taf. II, Fig. 1—3.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland

Das Genus *Enneacystis* gründe ich für diejenigen, bisher zu *Caryocrinus* gerechneten Formen, welche sich durch den Besitz von neun Armen auszeichnen (— eine sehr seltene Zahl bei Echinodermen! —). Wir leiten diese neunstrahligen Caryocriniden von der vorhergehenden sechsstrahligen *Hexalacystis* dadurch ab, dass die drei perradialen Arme sich bis zur Basis herab gabelig theilen, während die drei interradialen einfach bleiben. Die Insertions-Flächen der neun Arme, sowie deren Verhältniss zu den acht Tafeln der Scapular-Zone, lassen über die Richtigkeit dieser Deutung wohl keinen Zweifel. Auch die Ordnung und Form der Kelchtafeln ist dem entsprechend modifizirt. Der After (mit fünfklappiger Pyramide) liegt hier etwas asymmetrisch, links von der ventralen Mittellinie der dreieckigen Kelchdecke, während der benachbarte einfache Arm des analen Interradial-Feldes rechts von derselben liegt.

36. Genus: **Caryocrinus**, THOMAS SAY, 1825.

Caryocrinites, THOMAS SAY, Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Vol. IV, pag. 289.
Taf. IV, Fig. 20, 21.

Glyptocystida mit 12 oder 13 Brachiolen (drei perradialen und drei interradialen Arm-Paaren, sowie meistens noch einem accessorischen Arm). Theca eiförmig

oder fast kugelig, mit kreisrundem oder hexagonalem Gürtel, scharf abgesetzt von dem langen, dünnen, cylindrischen Stiel. Hypotheca mit 18 Tafeln (4 B, 6 C, 8 D). Epitheca mit 30—36 Platten (darunter sechs grössere centrale).

Species typica: **Caryocrinus ornatus**, THOMAS SAY, 1825 (l. c. pag. 9).

Caryocrinus ornatus, JAMES HALL, 1852; 19, Vol. II, pag. 216—227; Pl. 49, 49a, Fig. 1.
Fundort: **Ober-Silur** von Nord-Amerika (massenhaft bei Lockport).

Das Genus *Caryocrinus* umfasste ursprünglich nur die zwölfarmige Form, welche sich massenhaft im Ober-Silur von Nord-Amerika findet und welche von THOMAS SAY schon vor 70 Jahren gut beschrieben wurde. Ich behalte diesen *Caryocrinus ornatus*, von dem später HALL (l. c.) eine sehr sorgfältige Darstellung gab, als massgebenden Typus dieser Gattung bei. Später wurden auch die verwandten Caryocriniden, welche sechs oder neun Arme tragen, mit dem ächten zwölfarmigen *Caryocrinus ornatus* vereinigt. Ich finde jedoch bei näherer Vergleichung der vielen sorgfältigen Darstellungen, welche wir von diesen *Hexalacystiden* besitzen, dass die verschiedene Zahl der Arme (— und der entsprechenden Ambulacren! —) sich sehr wohl zur Unterscheidung von vier Gattungen in dieser eigenthümlichen Subfamilie eignet; denn mit der wachsenden Zahl der Arme, die stets ein Multiplum von drei darstellt, ist auch eine entsprechende Differenzirung der Platten-Zahl und Ordnung in der Theca korrelativ bedingt; und zwar gilt dies sowohl für den dorsalen Kelch als für die ventrale Kelchdecke, besonders aber für die Gürtelbildung zwischen beiden. Ich leite demnach *Caryocrinus* von *Hexalacystis* dadurch ab, dass die sechs Brachiolen sich an der Basis gabelig theilten. Zu den zwölf Armen, die demnach paarweise auf dem Gürtel vertheilt stehen, kommt gewöhnlich — aber nicht immer! — noch ein accessorischer dreizehnter auf der linken Seite. Dieser überzählige Arm (— ebenso auch bisweilen eine überzählige Kelchplatte auf einer Seite —) hängt wohl mit der asymmetrischen Lage des Afters zusammen (etwas links von der ventralen Mittellinie des bilateralen Panzers).



Fig. 23.
Caryocrinus ornatus.

A Kelch mit Stiel (s) und 2 erhaltenen Armen (br). I, II, III, die drei Tafel-Kränze der Dorsal-Kapsel. p Poren-Rauten, i Insertions-Stellen der Arme, a After. B Ventral-Kapsel oder Kelchdecke von oben gesehen, c Centrale Bauch-Platte. C eine Tafel des zweiten Kranzes von innen, mit den Naht-Kanälen („Poren-Rauten oder Hydrospiren") zur Aufnahme von Blutgefässen oder Bändern.

37. Genus: **Sycocystis**, LEOPOLD BUCH, 1845.

Sycocystites, LEOPOLD BUCH, 11, pag. 21.
Echino-Encrinus, HERMANN MEYER, 1826, partim!
Gonocrinus, EICHWALD, 1860; 17, pag. 641.
Text-Figur 24.

Glyptocystida mit fünf perradialen Brachiolen. Theca polyedrisch-eiförmig und zugleich bilateral-asymmetrisch, mit dickem cylindrischen annulaten Stiel. Hypotheca mit 19 Tafeln (4 B, 5 C, 10 D), welche einen zierlichen Rippenstern tragen, einzelne Poren-Rauten, aber keine Gelenkhöcker für Stacheln. Drei Pectinirhomben. After in der unteren Hemisphäre.

Species typica: **Sycocystis angulosa**, LEOPOLD BUCH, 1845.

Sycocystites angulosus **vel** ***Senckenbergii*****, LEOPOLD BUCH, 11, pag. 21, Taf. I, Fig. 15—19; Taf. II, Fig. 6, 7.**
Echino-Encrinus angulosus **et** ***striatus*****, HERMANN MEYER; QUENSTEDT, 28, pag. 668 - 675, Tab. 113, Fig. 51—67.**
Fundort: Unter-Silur von Russland: Pulkowa.

Das Genus *Sycocystis* wurde zuerst von HERMANN MEYER (1826 l. c.), unter dem unpassenden Namen *Echino-Encrinites* beschrieben, welcher dann später von BUCH in die passendere Bezeichnung *Sycocystites* umgeändert wurde. Mehrere Arten dieser Gattung kommen im Unter-Silur von Russland vor (vergl. QUENSTEDT 28, l. c.). Als maassgebenden Typus betrachten wir die zuerst beschriebene Art: *Sycocystis angulosa* (BUCH, l. c.). Diese und die folgende Gattung *Echinocystis* zeichnen sich durch den Besitz von fünf dünnen Armen aus, welche nahe bei einander aus den Distal-Enden von fünf perradialen Subvektoren entspringen. Der polyedrische Kelch ist stark asymmetrisch gebaut und zeigt eine grosse Anal-Oeffnung in der unteren Hemisphäre auf der vorgewölbten Bauchseite. Die dicken Kelchtafeln zeichnen sich durch starke Rippen-Skulptur aus. Es sind drei Kamm-Rauten vorhanden, von denen zwei basale unten auf der Dorsal-Seite liegen, dem After gegenüber, die dritte oben auf der Ventral-Seite, zwischen Mund und After.

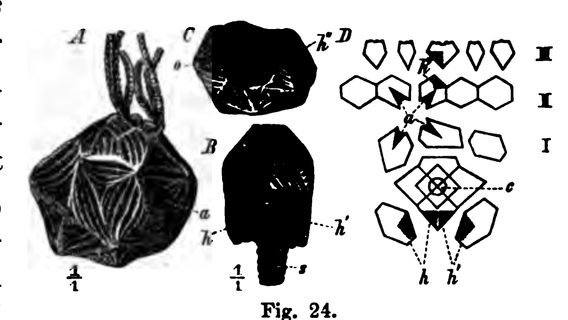


Fig. 24.
Sycocystis granatum, nach VOLBORTH.
Fig. A, Theca von der Seite, mit wohl erhaltenen fünf (— scheinbar sechs —) Armen. a After. Fig. B, Theca von vorn, mit den beiden basal-frontalen Kamm-Rauten (h, h), s Stiel. Fig. C, Theca von oben, mit dem Anthodium, o Mund. Fig. D. Analyse der Theca (Tafeln aus einander gelegt). I, II, III die drei Tafel-Kränze der Hypotheca. c Basal-Kranz, a After, h Hytrospiren.

38. Genus: **Echinocystis**, James Hall, 1868.

Echinocystites, James Hall, 24, 1868, Report 20. Pl. 12, Fig. 10, 11.
Echino-Encrinus, Hermann Meyer, 1826, partim!
Taf. IV, Fig. 31—34.

Glyptocystida mit fünf perradialen Brachiolen. Theca polyedrisch-subglobos und zugleich bilateral-asymmetrisch, mit dünnem, cylindrischen, annulaten Stiel. Hypotheca mit 19 Tafeln (4 B, 5 C, 10 D), welche keinen Rippen-Stern tragen, aber theilweise Poren-Rauten und je einen starken centralen Gelenkhöcker zum Ansatz eines Stachels. Zwei Pectinirhomben. After in der oberen Hemisphäre.

Species typica: **Echinocystis armata**, E. Haeckel.

Echino-Encrinites armatus, Edward Forbes, 1848; 14, pag. 507, 509, Pl. XVIII, XIX.
Fundort: **Unter-Silur** von England.

Das Genus *Echinocystis* gründete Hall ursprünglich für eine ober-silurische Cystoidee aus Nordamerika (*Echinocystis nodosa*, 24, l. c.); doch ist dieselbe sehr unvollständig beschrieben. Zu derselben Gattung gehören wahrscheinlich zwei britische Glyptocystiden, welche Forbes als Species von *Echino-Encrinus* oder *Echino-Encrinites* sehr genau beschrieben hat (*Echinocystis armata* et *Echinocystis baccata*, 14, l. c. Pl. 17, 18, 19). Dieselben schliessen sich eng an die vorhergehende Gattung *Sycocystis* an und gleichen ihr in der Zusammensetzung der asymmetrisch-polyedrischen Theca, sowie in dem Besitze von fünf perradialen Brachiolen. Aber schon Zittel (29, pag. 422) hat mit Recht hervorgehoben, dass diese beiden britischen Arten sich von den russischen *Echino-Encrinus*-Arten (*Echinocystis angulosa*, *striata*) durch mehrere wichtige Merkmale unterscheiden, „welche eine generische Trennung rechtfertigen dürften“. Die Kelchtafeln von *Echinocystis* besitzen nicht die auffallende Rippen-Struktur von *Sycocystis*, dafür aber theilweise Gelenk-Höcker, auf denen starke Stacheln sassen (je einer auf jeder der fünf Kostal-Platten). Ferner besitzt *Echinocystis* nur zwei Kamm-Rauten (eine basale unten auf der Dorsal-Seite, und eine adanale, oben auf der Ventral-Seite); auch ihre Struktur ist verschieden von derjenigen bei *Sycocystis*. Der After liegt bei letzterer in der unteren, bei ersterer in der oberen Hemisphäre des Kelches.

39. Genus: **Cryptocrinus**, Leopold Buch, 1845.

Cryptocrinites, L. Buch, 11, pag. 25,

Glyptocystida mit fünf perradialen Brachiolen. Theca fast kugelig, etwas fünfseitig, mit kleiner runder Stiel-Insertion. Hypotheca mit 13 glatten, soliden Tafeln

(3 B, 5 C, 5 D), ohne Rippensterne, Poren-Rauten und Gelenk-Höcker. After in der oberen Hemisphäre.

Species typica: **Cryptocrinus cerasus**, LEOPOLD BUCH, 1845.

Cryptocrinites cerasus, L. BUCH, 11, pag. 25, Tab. I, Fig. 13, 14; Tab. II, Fig. 5.
Echinosphaerites laevis, PANDER, pag. 147, Tab. II, Fig. 24—26.
Fundort: Unter-Silur (Vaginaten-Kalk) von Russland.

Das Genus *Cryptocrinus* und das nachfolgende, nahe verwandte Genus *Hypocrinus* zeichnen sich vor den übrigen Glyptocystiden durch die geringe Grösse des Kelches und die geringe Zahl der Hypothecal-Tafeln aus; ferner durch die glatte Beschaffenheit der soliden oder fein porösen Panzer-Platten; es fehlen sowohl die Poren-Rauten der beiden vorhergehenden Gattungen, als auch Rippen-Sterne und Panzer-Stacheln. ZITTEL hat desshalb neuerdings für diese Gattungen eine besondere Familie gegründet: Cryptocrinida (1895, 7, pag. 154). Er zieht dazu auch noch *Echinocystis* (HALL) und *Porocrinus*; dieser letztere ist nach meiner Ansicht keine Cystoidee, sondern eine ächte Crinoidee; er besitzt ganz dieselbe Zusammensetzung des Kelches wie der Fistulate *Poteriocrinus* und unterscheidet sich von ihm nur durch den Besitz von kleinen „Poren-Rauten" (vergl. oben pag. 23, ferner 29, pag. 420 und 9, pag. 183). Sowohl bei *Cryptocrinus* als bei *Hypocrinus* ist die Hypotheca aus 13 Tafeln zusammengesetzt; die drei Basalien umschliessen die kleine kreisrunde Ansatz-Fläche für einen dünnen Stiel. Darüber folgen zwei Zonen von je fünf grossen Seiten-Tafeln; die fünf unteren (sepalaren) sind wenig grösser als die fünf oberen (petalaren). Letztere umschliessen eine sehr kleine pentagonale Kelchdecke, in welcher fünf kurze Subvektoren vom Munde zu den fünf kleinen Insertionsflächen der fünf sehr schwachen Arme führen.

40. Genus: **Hypocrinus**, E. BEYRICH, 1864.

Hypocrinus, E. BEYRICH, Abh. Berlin. Acad. 1864, pag. 83, Tab. II, Fig. 16.

Glyptocystida mit fünf perradialen Brachiolen. Theca fast kugelig, mit kleiner runder Stiel-Insertion. Hypotheca mit 13 glatten, porösen Tafeln (3 B, 5 C, 5 D), ohne Rippen-Sterne, Poren-Rauten und Gelenkhöcker. After in der oberen Hemisphäre.

Species typica: **Hypocrinus Schneideri**, E. BEYRICH.

Hypocrinus Schneideri, E. BEYRICH, l. c.; QUENSTEDT, 28, pag. 687. Tab. 113, Fig. 94.
Fundort: Kohlenkalk von Timor.

Das Genus *Hypocrinus* zeigt dieselbe Zusammensetzung des kugeligen Kelches und dieselbe glatte Oberfläche wie der vorhergehende *Cryptocrinus*; es unterscheidet

sich von diesem dadurch, dass die zehn Seitenplatten des Kelches nicht solid, sondern fein porös sind; ferner sind die fünf unteren, sepalaren Tafeln (C) sehr gross, mehrmals grösser als die oberen petalaren Tafeln (D); bei Cryptocrinus sind die Platten beider Zonen fast gleich. Die Insertions-Pfannen der fünf Arme, welche oben am Peristom-Rande der fünf perradialen Petalar-Tafeln liegen, sind bei *Hypocrinus* grösser als bei *Cryptocrinus*. Der After (mit Klappen-Pyramide) verhält sich in beiden Gattungen gleich und liegt in der oberen Hemisphäre der Theca (zwischen Zone C und D). Namentlich dieses Verhaltens wegen stellen wir beide Genera zu den *Cystoideen*; wegen ihrer sonstigen nahen Beziehungen zu einfachsten *Crinoideen* könnte man sie auch für reduzirte oder verkümmerte Formen dieser Klasse ansehen.

41. Genus: **Lichenocystis**, Barrande, 1887.

Lichenoides (= *Lichenocystis*) Barrande, 12, pag. 183, Pl. 1.

Taf. IV, Fig. 22—25.

Glyptocystida mit zehn Brachiolen (fünf perradialen und fünf interradialen). Theca cylindrisch-prismatisch oder fast eiförmig, an der abgerundeten Basis frei, ungestielt. Calyx mit 20 Tafeln, je fünf in vier Zonen, ohne Poren-Rauten.

Species typica: **Lichenocystis prisca**, Barrande, 1887.

Lichenoides priscus, Barrande, 12, pag. 183, Pl. 1.
Fundort: **Mittel-Cambrium** von Böhmen, Primordial-Fauna, C.

Das Genus *Lichenocystis*, welches Barrande in den ältesten cambrischen Schichten von Böhmen fand, beschrieb er ursprünglich als *Lichenoides*; da dieser Name bereits verbraucht war, ändern wir ihn in *Lichenocystis*. Diese Gattung ist eine der ältesten bekannten unter allen Echinodermen, und in mehrfacher Beziehung von hervorragendem Interesse. Die kleine Theca ist 15 mm hoch, 10 mm breit, im Ganzen cylindrisch oder fast fünfseitig-prismatisch, bisweilen mehr eiförmig, oben dicker. Unten ist sie abgerundet, ohne Ansatz-Fläche für einen Stiel; — das erwachsene Thier lebte demnach frei, wenn auch die Jugendform gestielt war. Der Kelch setzt sich aus zwanzig Tafeln zusammen, in vier Zonen zu je fünf Tafeln. In der Mitte der abgerundeten Basis liegen fünf sehr kleine, rundliche Basal-Tafeln. Dann kommen zwei Lateral-Zonen von je fünf grossen, irregulär-polygonalen Tafeln (jede fast doppelt so lang als breit). Oben ist die abgerundete Theca mit fünf kleineren, rundlichen Platten belegt. Zwischen diesen scheinen sich die zehn Arme paarweise zu inseriren; sie sind sehr dünn, fadenförmig, länger als die Kapsel und zweizeilig (?) gegliedert. Poren-Rauten fehlen; dagegen sind die Kelchtafeln am Rande gezähnt-gerippt, und die starken Zähne der benachbarten Platten greifen an den Verbindungs-Nähten in einander; wenn die Zähne in der Mitte jeder Naht am

grössten wären und nach beiden Enden derselben abnähmen, würden diese Skulpturen als „Poren-Rauten" imponiren. Ueber die Oeffnungen der Theca ist leider bei dieser uralten wichtigen Cystoidee nichts Sicheres bekannt.

42. Genus: **Mimocystis**, BARRANDE, 1887.

Mimocystites, BARRANDE, 12, pag. 163, Pl. 28, I.
Macrocystella, CALLAWAY, 1877; Quart. Journ. Geolog. Soc. London, Vol. 33, pag. 669, Pl. 24, Fig. 13. (?)
Macrocystella, JOHANNES WALTHER, 1886; Palaeontographica, Bd. 32, pag. 194.
Taf. IV, Fig. 28, 29.

Glyptocystida mit zehn Brachiolen (fünf perradialen und fünf interradialen) Theca cylindrisch-prismatisch oder polyedrisch, an der Basis mit einem starken annulaten Stiel. Calyx mit 15—19 (?) Tafeln, in 3—4 Zonen, ohne Poren-Rauten.

Species typica: **Mimocystis bohemica**, BARRANDE, 1887.

Mimocystites bohemicus, BARRANDE, 12, pag. 163, Pl. 28, I, Fig. 1—20.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 2, Trubsko).

Das Genus *Mimocystis* scheint dem vorhergehenden *Lichenocystis* sehr nahe verwandt zu sein und entbehrt gleich ihm der Poren-Rauten. Es unterscheidet sich von ihm durch den Besitz eines starken geringelten Stieles, der cylindrisch, länger als die Kapsel und gegen das Ende verdünnt ist. Die grossen Kelch-Tafeln tragen einen sechsstrahligen Rippen-Stern, welcher stark vorspringt. In dem dreieckigen Felde zwischen je zwei Rippen treten 1—3 kurze divergente Neben-Rippen vor, welche senkrecht auf den anstossenden Tafel-Nähten stehen. Man kann sie als die ersten Ansätze zur Bildung von „Poren-Rauten" betrachten (vergl. pag. 22).

Macrocystella Mariae (Taf. IV, Fig. 30) hat CHARLES CALLAWAY (l. c.) eine Glyptocystide genannt, welche er in dem ober-cambrischen Tremadoc-Gebiet von England auffand (bei Wrekin in South-Shropshire). Seine kurze Beschreibung und kleine Abbildung genügen nicht, um sich daraus ein klares Bild von der Organisation dieser alten Cystoidee zu machen. Mir scheint aber, dass diese Gattung entweder mit *Mimocystis* oder mit *Homocystis* identisch ist; mit ersterer theilt sie die besondere Bildung des Platten-Panzers, mit letzterer die eigenthümliche Bildung des langen Stiels.

43. Genus: **Homocystis**, BARRANDE, 1887.

Homocystites, BARRANDE, 12, pag. 160, Pl. 28, II.
Taf. IV, Fig. 26, 27.

Glyptocystida mit zehn Brachiolen (fünf perradialen und fünf interradialen). Theca cylindrisch-polyedrisch, an der Basis mit einem starken annulaten Stiel. Calyx mit 15—19 (?) Tafeln, in 3—4 Zonen, mit mehreren (5 – 10?) Poren-Rauten.

Species typica: **Homocystis altera**, BARRANDE, 1887.

Homocystites alter, BARRANDE, 12, pag. 160, Pl. 28, II, Fig. 1—21.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen (d 4), Zahorzan.

Das Genus *Homocystis* hat fast dieselbe Organisation wie das vorhergehende *Mimocystis* und unterscheidet sich von ihm wesentlich nur durch den Besitz von Poren-Rauten; es liegen deren mehrere (5—10?) sowohl im oberen als im unteren Theile der Theca. Genaues über ihre Vertheilung, sowie über die Lage der Kelch-Oeffnungen ist leider aus den Abbildungen der (stark zerquetschten) Reste nicht zu entnehmen. Die Kelchtafeln tragen auch hier einen sechsstrahligen Rippenstern, wie bei *Mimocystis*; aber die starken Naht-Rippen, welche bei der letzteren senkrecht über die Nähte fortgehen, fehlen hier den meisten Platten (ausgenommen da, wo sie Poren-Rauten bilden!).

44. Genus: **Glyptocystis**, BILLINGS, 1858.

Glyptocystites, BILLINGS, 15, pag. 53, Pl. IV (— non III! —).
Chirocrinus (vel *Cheirocrinus*), EICHWALD, 17, pag. 646.
Taf. IV, Fig. 36—38.

Glyptocystida mit 25 Brachiolen, welche in fünf Gruppen von je fünf auf dem Kelchgürtel stehen und von fünf subtegminalen fünftheiligen Ambulacra palmata versehen werden. Theca bilateral-asymmetrisch, mit einem grossen Anal-Feld auf der gewölbten Bauchseite, Hypotheca mit 20 irregulär-polygonalen Tafeln (4 B, 5 C, 11 D). Epitheca mit fünf dreitheiligen Tafeln.

Species typica: **Glyptocystis pennigera**, FR. SCHMIDT, 1874.

Chirocrinus penniger, EICHWALD, 17, pag. 646, Tab. 32, Fig. 1.
Glyptocystites penniger, FR. SCHMIDT, 18, pag. 15, Tab. I, Fig. 7—12; Tab. II, Fig. 1—3.
Fundort: **Unter-Silur** von Russland.

Das Genus *Glyptocystis* wurde von BILLINGS (15, pag. 53) für mehrere, sehr verschiedene Cystoideen aus dem nordamerikanischen Silur gegründet. Sein *Glyptocystites multiporus* gehört zu *Callocystis* (vergl. oben pag. 132). Dagegen scheint sein *Glyptocystites Logani* (15, pag. 59, Pl. IV, Fig. 2) sehr nahe verwandt mit dem baltisch-silurischen *Glyptocystis penniger*, von welchem FR. SCHMIDT 1874 eine sehr sorgfältige und ausführliche Darstellung gegeben hat; wir betrachten daher diese letztere Art als maassgebenden Typus der Gattung. Dieselbe zeichnet sich sowohl durch die auffallende bilaterale Asymmetrie des Kelches und der Kelchdecke aus, als durch den Gürtel von 25 zweizeiligen Brachiolen, welche in fünf getrennten Gruppen am Kelchrande stehen. Ihre Vertheilung entspricht ganz derjenigen der

„Hydrophora palmata“, welche BARRANDE von einem böhmischen Fragment gut abgebildet hat, aber (— sicher irrthümlich! —) einer unbekannten Art von *Pirocystis* zuschreibt (12, pag. 41, 172, Pl. 29, Fig. 29—31, non 34!). Vergl. oben pag. 93. *Glyptocystis* bleibt permanent auf der bedeutungsvollen Pentapalmar-Stufe stehen, welche viele junge Echinodermen höherer Klassen in der Ontogenese durchlaufen. (Fig. 25.) Auch bei *Glyptocystis* werden die fünf Subvektoren wahrscheinlich mit Deckplättchen überdeckt, also „subtegminal“ gewesen sein; umgeben sind dieselben



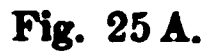


Fig. 25 A.

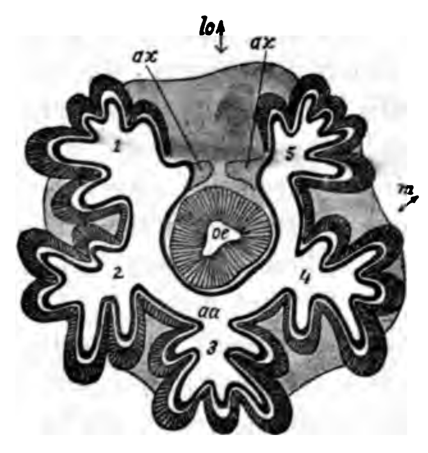


Fig. 25 B.

Pentapalmar-Stadium von Asterina gibbosa (nach LUDWIG).

A die junge Asteridee, von der Dorsal-Seite, mit dem Reste des eigenthümlichen Larven-Organs, lo. B. Horizontal-Schnitt derselben dicht unter der Mundfläche, oe Oesophagus, lo Interradius des Larven-Organs. 1, 2, 3, 4, 5 die fünf perradialen fünftheiligen Anlagen der Ambulacren, entstanden als Ausstülpungen des hufeisenförmigen Hydrocoel-Bogens. ax die beiden posteralen Ausbuchtungen des letzteren, die sich bald zum Hydrocircus schliessen.

von fünf dreitheiligen Platten-Gruppen (je einer oralen und zwei axillaren). Der Kelch ist aus 20 irregulär-polygonalen Tafeln (in vier Zonen) zusammengesetzt, auf welchen gewöhnlich zehn Poren-Rauten asymmetrisch vertheilt sind. Der dicke cylindrische Stiel ist stark geringelt, ungefähr so lang als die Kapsel und am Distal-Ende zugespitzt. Oberhalb seiner Insertion wölbt sich die Bauchseite stark vor und zeigt eine grosse, schief stehende, rundliche Oeffnung, welche wahrscheinlich durch eine dehnbare, klein getäfelte Afterhaut geschlossen war.

45. Genus: **Palmacystis**, E. HAECKEL, nov. gen.

Glyptocystida mit 30 Brachiolen, welche in fünf Gruppen von je sechs auf dem Kelchgürtel stehen und von fünf subtegminalen sechstheiligen Ambulacra palmata versehen werden. Theca polyedrisch, mit einem grossen Anal-Feld auf der gewölbten Bauchseite (?). Platten-Panzer wahrscheinlich ähnlich Glyptocystis.

Species typica: **Palmacystis palmata**, E. HAECKEL.
Taf. IV, Fig. 39, 40.

Aristocystites indeterminatus, BARRANDE, 12, pag. 41, 104, Pl. 14, Fig. 1—6.
Pirocystites desideratus, BARRANDE, 12, pag. 172, Pl. 29, Fig. 32—34 (— non 29—31!).
Craterina bohemica, BARRANDE, 12, Pl. 17, Fig. 7.
Hydrophora palmata, BARRANDE, 12, pag. 41; NEUMAYR, 8, pag. 409.
Cystidea dubia, BARRANDE, 12, Pl. 14, Fig. 24—33.
Fundort: **Unter-Silur** von Böhmen.

Das Genus *Palmacystis* gründe ich für diejenige Form der Glyptocystiden, welche 30 Brachiolen besitzt, die höchste bisher beobachtete Zahl der Aermchen in dieser Familie. Leider ist diese interessante Gattung, die sich wahrscheinlich von der vorhergehenden *Glyptocystis* sonst wenig unterscheidet, nur sehr unvollständig bekannt. Ich beziehe auf dieselbe eine Anzahl von unter-silurischen Fragmenten, welche BARRANDE (12) vortrefflich abgebildet, aber (nach meiner Ansicht) irrthümlich gedeutet und mehreren verschiedenen Gattungen von Amphorideen und Cystoideen zugetheilt hat. Es sind dies:

I. Einzelne grosse hexagonale Kelchtafeln mit granulirter Oberfläche, concentrischen Wachsthums-Streifen und sechsstrahligem Rippenstern, sehr ähnlich denjenigen vieler anderer *Glyptocystiden* (12, Pl. 14, Fig. 24—33). — II. Drei Fragmente — abgelöste Kelchdecken — mit fünf sechsstrahligen Hydrophora palmata, welche BARRANDE einer unbekannten *Aristocystis* zuschreibt (12, Pl. 14, Fig. 1—6). III. Eine einzelne abgelöste Kelchplatte mit einer Hydrophore, welche (— offenbar zufällig! —) in einen offenen Kelch von *Craterina bohemica* hineingerathen ist (12, Pl. 17, Fig. 7). IV. Ein einzelnes Fragment (abgelöste Kelchdecke) mit einem vollständigen Kranze von fünf sechsstrahligen Hydrophora palmata, welches einer unbekannten Art von *Pirocystis* zugeschrieben wird (14, Pl. 29, Fig. 32—34; das andere Fragment, Ibid. Fig. 29—31, auf welchem die fünf subtegminalen Subvektoren fünftheilig sind, ist auf eine unbekannte Art von *Glyptocystis* zu beziehen?).

Ich habe oben bereits die Gründe entwickelt, wesshalb ich diese isolirten Fragmente auf *Glyptocystiden* beziehe. (Vergl. pag. 92—94.) Die Organisation und der Kapsel-Bau der drei Genera von *Aristocystiden*, auf welche BARRANDE dieselben irrthümlich bezogen hat, sind so verschieden, und von so primitiver Einfachheit, dass ihre Verbindung mit den hoch-organisirten *Hydrophora palmata* mir unmöglich erscheint (vergl. pag. 48 und Taf. II).

Aphorismen

zur Morphologie und Phylogenie der

Echinodermen.

Die Amphorideen — als die ältesten Echinodermen, ohne Ambulacren — liefern in ihrer einfachen Organisation und in ihren primitiven Bildungsstufen den Schlüssel des Verständnisses für die übrigen Klassen dieses Stammes, die Anthodiaten; die ersteren besitzen für die Erkenntniss der letzteren dieselbe hohe Bedeutung, wie die Acranier (*Amphioxus*) für die Vertebraten, wie die Protracheaten (*Peripatus*) für die Tracheaten, wie die Promollusken (*Amphineura*) für die Mollusken.

Aber auch die Cystoideen, die zweite Klasse der Echinodermen, besitzen für die Erkenntniss der Organisation und Entwickelung dieses Thier-Stammes einen sehr hohen Werth; denn sie sind die ältesten Anthodiaten und schliessen sich einerseits eng an ihre *Amphorideen*-Ahnen an, anderseits an die übrigen *Anthodiaten*, mit denen sie vielfach durch Uebergangsformen verbunden erscheinen. Als solche bedeutungsvolle konnektente Zwischen-Gruppen führen uns die *Ascocystiden* zu den Holothurien hinüber, die *Cystoblastiden* (Callocystiden) zu den Blastoideen, die *Glyptocystiden* zu den Crinoideen, die *Agelacystiden* zu den Pygocincten; und zwar schliesst sich unter den *Asterocystiden* wohl *Mesites* am nächsten an die Echinideen an, dagegen die *Hemicystiden* an die Ophiureen und Asterideen.

Im zweiten Theile meiner „Systematischen Phylogenie“ habe ich die Anschauungen über die Stammesgeschichte der Echinodermen, zu welchen mich die vorstehenden Studien über *Amphorideen* und *Cystoideen* geführt haben, ausführlich dargelegt; hier dürfte es zweckmässig sein, ganz kurz die allgemeinen Folgerungen zusammen zu fassen, zu welchen ich dabei über die wichtigsten „phyletischen Bildungs-Stufen“ der einzelnen Organ-Systeme gelangt bin; ich führe nach einander auf: 1. Das Skelet-System, 2. das Tentakel-System, 3. das Coelom-System, 4. das Ambulacral-System, 5. das Subvektiv-System, 6. das Nerven-System und 7. das Genital-System.

I. Phyletische Bildungs-Stufen des Skelet-Systems.

Erste Stufe: Lockeres Spicular-Skelet. Im Bindegewebe des Corium werden zahlreiche einzelne miskroskopische Kalk-Stücke (Spicula) abgelagert, ohne bestimmte Anordnung und Verbindung: Die ältesten *Amphorideen* (*Eocystiden*) und die grosse Mehrzahl der *Holothurien*.

Zweite Stufe: Inkompletes Placoid-Skelet. Durch gruppenweise Verschmelzung kleiner Kalk-Stücke entstehen grössere Kalk-Platten, welche sich theilweise zu einem irregulären Pflaster zusammenlegen (ähnlich dem Placoid-Kleide vieler Selachier); zwischen den einzelnen Pflaster-Steinen können in dem beweglichen Corium grössere oder kleinere Lücken bleiben: *Amphoracystis* und andere Amphorideen, auch einzelne *Cystoideen* und *Asterideen*.

Dritte Stufe: Imbrikates Schuppen-Skelet. Die Kalkplatten werden zahlreich und legen sich mit ihren Rändern dachziegelartig über einander (gleich Fisch-Schuppen); doch bleibt das Tegument dehnbar und beweglich: Einzelne Amphorideen (*Dendrocystida*), viele Cystoideen (*Hemicystida*) und einige Holothurien (*Psolida*); ferner einige Echinideen (palaeozoische *Palechiniden* und moderne *Echinothurien*).

Vierte Stufe: Bewegliches Tabular-Skelet. Zahlreiche grössere Kalkstücke (Stäbe, Platten) ordnen sich regelmässig, entsprechend der Bildung des Anthodium und der Gliederung der Arme; sie verleihen dem Tegument bedeutende Festigkeit, bleiben aber durch Gelenke oder lockere Nähte beweglich verbunden (wenigstens in der Peripherie des Körpers): Viele *Amphorideen* und *Cystoideen*, sowie der grösste Theil der Olenaten: *Crinoideen*, *Ophiureen* und *Asterideen*.

Fünfte Stufe: Starres irreguläres Kapsular-Skelet. Zahlreiche grosse Kalk-Platten verbinden sich im grössten Theile des Tegumentes durch feste Nähte zur Bildung einer unbeweglichen Panzer-Kapsel; dehnbar und beweglich bleibt die Hautdecke nur in einem Theile des Anthodiums (mit dem Peristom) und im Anal-Felde: Viele *Amphorideen* und *Cystoideen*, die meisten *Blastoideen* und *Echinideen*. Ursprünglich zeigt dieser starre Platten-Panzer noch keine Radial-Struktur; diese beginnt erst mit der Ausbildung des pentaradialen Anthodiums.

Sechste Stufe: Starres subreguläres Zonar-Skelet. Die festgefügten Panzer-Platten des irregulären Kapsular-Skelets ordnen sich regelmässig in eine bestimmte Zahl von horizontalen Zonen (Kelch der *Blastoideen* und vieler *Crinoideen*), oder von meridianen Platten-Reihen (*Echinideen*). Die pentaradiale Zusammensetzung dieser subregulären Panzer-Kapsel ist um so mehr ausgeprägt, je stärker die Entwickelung und Ausbildung des fünfstrahligen Anthodiums ist. Eine gewisse Homologie der Tafel-Kränze besteht zwischen den einzelnen Gruppen einer jeden Klasse, aber nicht zwischen den verschiedenen Klassen der Echinodermen.

Das sogenannte „ursprüngliche Echinodermen-Skelet“, welches aus einem *Oral-System* (5 interradialen Oral-Platten) und einem *Apical-System* (5 Basalien, 5 Radialien u. s. w.) zusammengesetzt sein, und durch den ganzen Stamm hindurch

homolog sein sollte (5, pag. 904—996), ist demnach nichts weniger als ursprünglich; es ist erst spät und polyphyletisch entstanden; die scheinbaren Homologien beruhen auf Konvergenz. Die Tafel-Kränze der *Orocincten* und *Pygocincten* sind nach meiner Ueberzeugung nicht homolog (4 und 26).

II. Phyletische Bildungs-Stufen des Tentakel-Systems.

Erste Stufe: Ein Paar laterale Tentakeln. Die ältesten *Amphorideen* (die Stammform *Amphoraea* und die Familie der *Anomocystida*) besitzen nur ein Paar symmetrische Mundfühler, deren innerer Hohlraum mit den beiden bilateralen Hydrocoel-Taschen (Nephridien?) kommunizirt. Bei den skeletarmen *Eocystida* blieben die Fühler weich und contractil, wie bei ihren *Helminthen*-Ahnen. Bei den gepanzerten *Anomocystiden* dagegen verwandelten sie sich in gegliederte „Mundarme" (Crinoideen-ähnlich bei *Pleurocystis*).

Zweite Stufe: Trinemaler Tentakel-Kranz. Zwischen den beiden lateralen Tentakeln entsteht ein dritter unpaarer (frontaler) Mundfühler mit einem entsprechenden Tentakel-Kanal vom Hydrocircus; Gruppe der „triradialen" Amphorideen (*Eocystis*, *Arachnocystis* etc.). Bei den nächstverwandten Citrocystida (*Echinosphaera*, *Citrocystis*) spalten sich die beiden lateralen Tentakeln in zwei Gabeläste, während der frontale einfach bleibt.

Dritte Stufe: Pentanemaler Tentakel-Kranz. Der triradiale Fühlerkranz verwandelt sich in den pentaradialen, indem die Gabeltheilung der beiden lateralen Tentakeln bis zur Basis geht; oder auch: zwischen den beiden primären lateralen und dem unpaaren frontalen Tentakel wachsen ein Paar pectorale Mundfühler hervor, mit entsprechenden Ausläufern des Hydrocircus; die bedeutungsvolle Stufe der pentanemalen Amphorideen: *Pentactaea*, *Palaeocystis* etc. Jetzt ist diejenige phylogenetische Bildungsstufe erreicht, welche in der *Pentactula*-Larve der meisten Anthodiaten durch Vererbung wiederholt wird.

Vierte Stufe: Polynemaler Tentakel-Kranz. Die Zahl der Mundfühler wird vermehrt, indem zwischen den fünf *Primär-Tentakeln* mehrere Sekundär-Tentakel hervorsprossen, oder indem die ersteren sich verästeln und die Basal-Aeste selbstständig werden; so bei den polynemalen *Amphorideen* und bei den meisten *Holothurien*. Als wichtige Multiplikations-Stufen sind hier besonders zu unterscheiden: das Pentadecal-Stadium (mit 15) und das Pentapalmar-Stadium (mit 25 Tentakeln; vergl. pag. 63 und 151).

Fünfte Stufe: Bildung der Thecal-Tentakeln. Die fünf Primär-Tentakeln entfernen sich centrifugal vom Munde (in Folge von Peristom-Wachsthum) und wandern auf die Ventral-Fläche der Theca hinüber; so entstehen gleichzeitig mit den fünf exodermalen Subvektoren die fünf entodermalen, unter diesen gelegenen Prinzipal-Kanäle, die perradialen „Haupt-Wassergefässe". Die Bildung derselben beginnt bei den ältesten Cystoideen (— *Pomocystiden*, *Fungocystiden* —) und überträgt

sich von diesen durch Vererbung auf alle Anthodiaten. Bei der grossen Mehrzahl der Anthodiaten wird die Zahl der Thecal-Tentakeln sehr gross, und sie ordnen sich regelmässig in Radial-Reihen. Die ursprünglichen fünf Primär-Tentakeln bleiben meistens am Distal-Ende dieser Reihen als Terminal-Tentakeln bestehen. (Rückbildung der Thecal-Tentakeln findet sich bei mehreren *Holothurien*-Gruppen (*Epedata*).

Sechste Stufe: Bildung der Ambulacral-Füsschen. Während bei den älteren festsitzenden Anthodiaten (*Cystoideen*, *Blastoideen*, *Crinoideen*) die Thecal-Tentakeln den Charakter der ursprünglichen Oral-Tentakeln behalten und als Organe des Tastsinnes, der Respiration und Mandukation dienen, verwandeln sich dieselben später durch Anpassung an freie Ortsbewegung in lokomotorische Saugfüsschen, mit terminaler Saugscheibe (*Holothurien*, *Echinideen*, *Asterideen*).

III. Phyletische Bildungs-Stufen des Coelom-Systems.

Erste Stufe: Aus dem Mitteldarm (Magen) der bilateralen Vermalien-Ahnen (Astrelminthen) wachsen ein Paar symmetrische Coelom-Taschen hervor (Gonaden). Bei den ursprünglichen coelenterischen Ahnen kommunizirten dieselben noch mit dem Darmkanal (wie bei Medusen); bei den späteren Platoden-Ahnen (*Turbellarien*) hatten sie sich ganz vom Darm abgeschnürt.

Zweite Stufe: Die beiden einfachen Coelom-Taschen, welche durch ein Paar Gonoporen nach aussen münden, zerfallen durch eine transversale Striktur in eine vordere Exkretions-Drüse (*Nephridium*) und eine hintere Geschlechts-Drüse (*Gonade*).

Dritte Stufe: Indem die beiden lateralen Geschlechts-Taschen sich aufblähen und die Produktion der Geschlechtszellen sich auf einen Theil ihrer Wand beschränkt, entstehen ein Paar geräumige Leibeshöhlen, getrennt durch ein medianes (dorsales und ventrales) Mesenterium; indem ferner das ventrale Mesenterium resorbirt wird, fliessen sie zu einem einfachen Megacoel zusammen.

Vierte Stufe: Die beiden symmetrischen Nephridien erlitten eine sehr verschiedene Ausbildung, sobald die Anpassung der frei schwimmenden Astrelminthen-Ahnen an festsitzende Lebensweise erfolgte. Da die Anheftung auf dem Meeresboden mit der rechten Seite der Rückenfläche asymmetrisch erfolgte, wurde das rechte Nephridium rückgebildet (— oder verwandelte sich eine „Klebdrüse“ zur Insertion, ähnlich der „Fussdrüsse“ von *Loxosoma* etc. —?). Das linke Nephridium dagegen wurde zum Hydrocoel, indem das Exkret desselben (— oder das von aussen aufgenommene Wasser —) in die circoralen Tentakeln eingetrieben und zu deren Schwellung benutzt wurde (ähnlich wie bei *Pleuropygiern*).

Fünfte Stufe: Sekundäre Differenzirungen des Megacoel bei den *Pentorchonien*. Während die definitive Leibeshöhle bei den *Monorchonien* einfach bleibt und keinen Paraxon-Sinus bildet, spalten sich bei den *Pentorchonien* von ihr verschiedene Sinus und Nebenkammern ab; unter diesen ist der wichtigste der asym-

metrische Paraxon-Sinus, welcher den Steinkanal und die Paraxon-Drüse (Herz, Niere, Axial-Organ) sowohl bei den *Orocincten* als *Pygocincten* einschliesst.

IV. Phyletische Bildungs-Stufen des Ambulacral-Systems.

Erste Stufe: Primitives Hydrokanal-System der Amphoralien, der älteren bilateralen *Amphorideen.* Die Bildung des Ambulacral-Systems beschränkt sich auf ein Paar laterale Hydrocoel-Taschen (früher Nephridien); diese münden nach aussen durch ein Paar dorsale (oder laterale?) Hydroporen und setzen sich nach vorn in die beiden lateralen Mundfühler fort; anfänglich getrennt, verbinden sich beide Hydrocoel-Kanäle später unter dem Schlunde durch eine Quer-Kommissur und bilden einen ventralen (dorsal offenen) „hufeisenförmigen" Hydrocoel-Bogen (*Amphoraea*, *Anomocystida*?).

Zweite Stufe: Circorales Hydrokanal-System der Amphoronien, der jüngeren, trinemalen und pentanemalen *Amphorideen.* Indem die frei beweglichen *Amphoralien* sich mit der rechten Dorsal-Seite festsetzen und die Axotorsion des Peristoms nach links und oben erfolgt, wird das rechte Hydrocoel rückgebildet (oder in eine Klebdrüse zur Insertion verwandelt?); das linke Hydrocoel entwickelt sich stärker und wird zum Steinkanal (*Hydroductus*), seine dermale Oeffnung bleibt als *Hydroporus* bestehen (später Madreporit); indem sich zwischen den beiden primären Tentakeln ein oder mehrere sekundäre entwickeln, erhalten diese entsprechende Tentakel-Kanäle vom Hydrocoel-Bogen.

Dritte Stufe: Bildung des Hydrocircus. Mit der stärkeren Entwickelung des circoralen Tentakel-Kranzes (innerhalb der *Amphorideen*-Klasse) dehnen sich auch die inneren Tentakel-Kanäle aus, sowie der „hufeisenförmige" Hydrocoel-Bogen, welcher dieselben auf der Bauchseite des Schlundes verbindet; indem die beiden Schenkel dieses Bogens über dem Schlund auf der Rückenseite verwachsen und anastomosiren, entsteht der geschlossene „Wassergefäss-Ring" (*Hydrocircus*).

Vierte Stufe: Prinzipal-Kanäle der Anthodiaten. Indem die fünf Primär-Tentakeln der *Pentactaea* ihre centrifugale Wanderung nach dem Aboral-Ende der Theca beginnen und an deren Oberfläche die Subvektoren ausbilden, entstehen gleichzeitig unterhalb dieser „Zufuhr-Rinnen" die sie stets begleitenden *perradialen Prinzipal-Kanäle* (— die gewöhnlich schlechtweg „Radial-Kanäle" genannten Hauptröhren des thecalen Hydrokanal-Systems —). Die Seiten-Aeste derselben gehen zu den thecalen Tentakeln oder Füsschen.

Fünfte Stufe: Ampullen-Bildungen der vagilen Anthodiaten. Die Ambulacral-Tentakeln, welche ursprünglich bei den festsitzenden Anthodiaten (*Cystoideen*, *Blastoideen*, *Crinoideen*) nur als Organe des Tastsinnes, der Respiration und Mandukation dienten, verwandeln sich bei den frei beweglichen Anthodiaten in lokomotorische Saugfüsschen, und zur Schwellung derselben entwickeln sich innere Ampullen (*Holothurien*, *Echinideen*, *Asterideen*).

V. Phyletische Bildungs-Stufen des Subvektiv-Systems.

Erste Stufe: Circorale Subvektakeln. Die Bildung des Subvektiv-Systems beschränkt sich auf Flimmer-Bänder oder Flimmer-Rinnen an der Ventral-Seite der Mundfühler (oder Mundarme) und deren Aeste; diese Subvektakeln führen direkt die Nahrung dem Munde zu; thecale Subvektoren fehlen noch ganz: *Amphoridea.*

Zweite Stufe: Offene Subvektoren. Indem die Primär-Tentakeln (in Folge von Peristom-Wachsthum) sich vom Munde entfernen und centrifugal auf die Theca hinüberwandern, entstehen an deren Ventral-Fläche offene Nahrungs-Furchen oder Zufuhr-Rinnen, perradiale Subvektoren: Die meisten *Cystoideen* und *Blastoideen*, die *Epascocrinen* unter den Crinoideen. Bei den letztern, wie bei allen *Asterideen*, bleiben diese offenen „Ambulacral-Rinnen" auf die Ventral-Seite beschränkt.

Dritte Stufe: Geschlossene Subvektoren: Die offenen Zufuhr-Rinnen werden vom Tegument überwachsen und in geschlossene „subtegminale Ambulacral-Röhren" oder Epineural-Kanäle verwandelt: Die Glyptocystiden unter den *Cystoideen*, die Hypascocrinen unter den *Crinoideen*, die *Holothurien, Echinideen* und *Ophiureen* der Gegenwart.

Vierte Stufe: Ventrale Anthodien: Die offenen Subvektoren verästeln sich und treten in enge Korrelation zu den darunter gelegenen Seitenästen der gefiederten Prinzipal-Kanäle des Ambulacral-Systems; aus dem Ende jedes Seiten-Astes erhebt sich ein Thecal-Tentakel (bei den sessilen) oder ein Füsschen (bei den vagilen Anthodiaten). Die fünf so entstandenen Ambulacren bilden zusammen das *Anthodium* oder die „Ambulacral-Rosette". Dieselbe bleibt auf die Ventral-Seite der Theca beschränkt bei den meisten *Cystoideen* und *Blastoideen*, bei allen *Crinoideen*, *Ophiureen* und *Asterideen.*

Fünfte Stufe: Komplete Anthodien: Die Ambulacren bleiben nicht auf die Ventral-Seite des Körpers beschränkt, sondern wandern auf die Dorsal-Seite hinüber, so dass bloss ein kleines Apicalfeld von ihnen frei bleibt; sie umfassen die Theca in Form von fünf Meridian-Bändern. Diese Ausdehnung tritt schon bei einigen *Cystoideen* auf (*Fungocystiden*, *Mesites*, *Callocystiden*, *Ascocystiden*); ebenso bei einigen *Blastoideen* (*Granatocrinus*); sie ist allgemein und vollständig in den beiden Klassen der *Echinideen* und *Holothurien*; unter den letzteren verschwinden jedoch die Anthodien in mehreren Gruppen durch Rückbildung (bei den *Paractinoten* und *Molpadonien*).

Sechste Stufe: Amphipleure Anthodien: Die fünf Ambulacren, die ursprünglich gleich und regulär sind, differenziren sich dergestalt, dass sie ein bilaterales Trivium und Bivium bilden: bei den sogenannten „irregulären" *Holothurien*, *Blastoideen* und *Echinideen.* Diese amphipleuren Anthodien sind polyphyletisch, in den drei Klassen unabhängig von einander entstanden; bei den bilateralen Holothurien ist das Trivium ventral, das Bivium dorsal; bei den irregu-

lären Echinideen und Blastoideen hingegen ist das Trivium frontal, das Bivium posteral; ähnlich auch bei einigen Cystoideen.

VI. Phyletische Bildungs-Stufen des Nerven-Systems.

Erste Stufe: Bilaterales Nerven-System der Amphoralien. Das Nerven-Centrum bildet anfangs eine dorsale Scheitelplatte (Acroganglion), später einen circoralen Nervenring, welcher um den Mund herum in der Epidermis liegt; von diesem gehen ein Paar laterale Aeste nach vorn an die beiden Tentakeln, ein Paar andere nach hinten an die „Seitenlinien" der Theca: *Amphoraea*, *Anomocystida*. Das Nerven-System hat noch die ursprüngliche bilaterale Bildung der *Helminthen*-Ahnen (Platodarien, Rotatorien) beibehalten.

Zweite Stufe: Circoraler Nerven-Kranz der Amphoronien. Indem zu den beiden lateralen Primär-Tentakeln der *Amphoralien* noch ein oder mehrere andere hinzu treten, wird auch entsprechend die Zahl der Tentakel-Nerven vermehrt, welche vom circoralen Nervenring an die Mundfühler gehen. Die trinemalen *Arachnocystida* (und *Eocystis*) haben drei, die pentanemalen *Palaeocystida* (und *Pentactaea*) fünf Fühler-Nerven u. s. w.

Dritte Stufe: Superfiziale Ambulacral - Nerven der niederen Anthodiaten. Mit der Entwickelung der thecalen Ambulacren, ihrer Subvektoren und Prinzipal-Kanäle, geht Hand in Hand die Ausbildung der ambulacralen Nervenstämme, welche vom Mundringe abgehen und perradial in den Median-Linien der Ambulacral-Felder verlaufen. Ursprünglich liegen diese Prinzipal-Nerven ganz oberflächlich in der Epidermis, so wohl bei den meisten *Cystoideen* und *Blastoideen*; ferner bei den *Epascocrinen* unter den Crinoideen, und bei allen *Asterideen*.

Vierte Stufe: Subtegminale Ambulacral-Nerven der höheren Anthodiaten. Indem die parallelen Hautränder der offenen Subvektoren sich nähern und verwachsen (— ähnlich den Medullar-Wülsten der Vertebraten —), verwandeln sich die offenen Ambulacral-Rinnen des Anthodiums in geschlossene „Epineural-Kanäle"; gleichzeitig sinken die perradialen Ambulacral-Nerven, welche oberflächlich in jenen Subvektiv-Rinnen lagen, in die Tiefe und verlaufen nun als subtegminale Prinzipal-Nerven unter den Epineural-Kanälen (— die *Glyptocystiden* und *Ascocystiden* unter den Cystoideen, die *Hypascocrinen* unter den Crinoideen, alle *Holothurien*, *Echinideen* und *Ophiureen* der Gegenwart.

Fünfte Stufe: Apicales Nerven-System der Pentorchonien. Während das *ambulacrale* oder orale Nerven-System der *Monorchonien* eine relativ einfache Bildung zeigt und allein den Körper versorgt, tritt zu demselben bei den *Pentorchonien* noch ein besonderes *apicales* oder aborales Nerven-System, welches sich aus dem Coelom-Epithel entwickeln soll (?). Dasselbe versorgt die Dorsal-Seite des Körpers (besonders die Gonaden) und scheint ein Centrum im Paraxon-Komplex zu besitzen. Am stärksten entwickelt ist das apicale Nerven-System bei den *Crinoideen*,

wo von dem paraxonen Nerven-Centrum fünf starke perradiale Nerven-Stämme in die Axen-Kanäle der Arme gehen und in alle ihre Verästelungen (bis in die letzten Glieder der Pinnulae) eindringen.

VII. Phyletische Bildungs-Stufen des Genital-Systems.

Erste Stufe: Monorchonia: Die drei Klassen der *Amphorideen*, *Holothurien* und *Cystoideen*. Es sind nur ein Paar laterale Gonaden vorhanden, welche im Coelom zu beiden Seiten des unpaaren Dorsal-Mesenterium liegen; ihr gemeinsamer Ausführgang (*Gonoductus*) ist in diesem eingeschlossen und verläuft nach aussen zum Tegument, wo er sich durch einen einfachen *Gonoporus* öffnet. (Bei einer Gruppe der Holothurien, den *Aspidochiroten*, ist meistens nur die linke Gonade entwickelt, die rechte rückgebildet).

Zweite Stufe: Uebergang von den Monorchonien zu den Pentorchonien, bei einem Theile der *Cystoideen*. In Folge der Ausdehnung der fünf Ambulacren und der dadurch veränderten Korrelationen der übrigen Organe zerfällt das einfache Gonaden-Paar in fünf Paare, welche durch einen Genital-Ring an einem Ende des *Gonoductus* zusammenhängen; dieser letztere verwandelt sich (durch Arbeitswechsel) in die Paraxon-Drüse, während fünf (oder fünfmal x) neue Gonoporen zur Entleerung der Gonaden entstehen. Zweifach verschieden verhalten sich darin die *Orocincten* und die *Pygocincten*.

Dritte Stufe: Pentorchonia orocincta: *sessile Pentorchonien*, deren Mund nach oben gekehrt ist und deren Gonaden sich hier oben an der Ventral-Fläche entwickeln. Vom Oral-Pol der Paraxon-Drüse geht ein *circoraler Genital-Ring* ab, der den Mund umgiebt, und von dem fünf perradiale Stolonen auslaufen. Die Gabeläste der letzteren verhalten sich zweifach verschieden in den beiden Klassen der Pentorchonien; bei den *Blastoideen* gehen sie an zehn adradiale, im Kelch gelegene Gonaden, die sich durch zehn ventrale (meist circorale) Spalten öffnen; bei den *Crinoideen* dagegen gehen sie aus dem Kelch heraus auf die Ventral-Fläche der freien Arme und ihrer Aeste; baumförmig sich verästelnd, erzeugen die Genital-Stränge erst in den Aesten oder Pinnulae die Geschlechts-Produkte, die direkt nach aussen entleert werden.

Vierte Stufe: Pentorchonia pygocincta: *vagile Pentorchonien*, die auf der Bauchfläche kriechen und deren Mund nach unten gekehrt ist; die Gonaden entwickeln sich an der oberen Seite, auf der Dorsal-Fläche Hier liegt am Aboral-Pol ein *periproctaler Genital-Ring*, von welchem fünf interradiale Stolonen abgehen. Diese verhalten sich in den drei Klassen der Pygocincten verschieden: sie gehen bei den *Echinideen* direkt an fünf interradiale Gonaden, welche sich durch fünf dorsale Genital-Platten öffnen; bei den *Ophiureen* gehen sie an zehn adradiale Geschlechtsdrüsen, die sich in zehn perigastrale Bursal-Taschen entleeren und durch deren ventrale Bursal-Spalten nach aussen; bei den *Asterideen* wachsen die fünf Paar interradialen Gonaden in die Arme hinein und öffnen sich in verschiedener Weise.

Ursprung und Verwandtschaft der Echinodermen.

Die allgemeine Ansicht der Zoologen über die Stellung der Echinodermen im Systeme des Thierreiches geht noch heute, wie vor fünfzig Jahren, dahin, dass diese Hauptgruppe scharf umschrieben und ganz isolirt dasteht, und dass keine Uebergangsformen zu anderen Thierstämmen existiren. NEUMAYR hat dieser herrschenden Auffassung noch neuerdings den schärfsten Ausdruck gegeben, indem er sagte, es gebe nicht ein einziges Vorkommen unter den Echinodermen, über dessen Stellung in diesem Typus sich nur das geringste Bedenken erheben könnte (8, pag. 350). Die genauere Untersuchung und Vergleichung der Amphorideen hat diese allgemein angenommene Ansicht widerlegt; denn diese älteste Klasse besitzt noch nicht einmal die Ambulacren, deren Ausbildung bisher für den Begriff der Echinodermen unentbehrlich erschien. Bei den *Anomocystiden* dürfen wir fragen, wesshalb sie eigentlich als Echinodermen betrachtet werden; denn ihr bilateraler Platten-Panzer zeigt keine Spur von radialem Bau, und die mikroskopische Untersuchung desselben hat in den dünnen Panzer-Platten nicht jene charakteristische Gitter-Struktur erkennen lassen, welche sonst allen ächten Echinodermen zukommt (vergl. WOODWARD, 26, pag. 10). Man könnte diese merkwürdigen, Crustaceen ähnlichen *Amphoralien* eher für gepanzerte Helminthen halten, aus jener Gruppe der *Vermalien*, zu welcher auch die hypothetischen Würmer-Ahnen der Echinodermen nach unserer Ansicht gehört haben. JOHANNES WALTHER hat schon vor zehn Jahren auf die hohe Bedeutung hingewiesen, welche die bilaterale unter-silurische *Atelocystis*, wenn auch nicht als direkte Stammform der pentaradialen *Cystoideen* und *Crinoideen*, doch als nahe Verwandte dieser Stammform besitzt (21, pag. 193). Die Berechtigung dieser Auffassung, welche NEUMAYR bezweifelte (8, pag. 413), wurde durch neuere Funde von cambrischen Placocystiden (*Trochocystis, Mitrocystis* etc.) bestätigt. Wir haben keinen Grund für die Annahme, dass diese bilateralen Anomocystiden von pentaradialen Vorfahren abstammen. Wir leiten dieselben vielmehr direkt ab von cambrischen bilateralen Eocystiden, von der Stammform *Amphoraea*. Die eigenthümliche *Pleurocystis* ist die einzige Gattung dieser Familie, welche in der Bildung der gegliederten paarigen Arme und in dem Besitze von drei Paar Kamm-Rauten (?) einige Aehnlichkeit mit anderen Echinodermen (*Glyptocystiden*?) besitzt.

Dass uns die vergleichende Ontogenie berechtigt, die Echinodermen jedenfalls von niederen Helminthen, von irgend einer älteren Gruppe der „bilateralen wurmartigen Organismen“ abzuleiten, habe ich schon vor dreissig Jahren zu zeigen mich bemüht (3). Nicht nur die äussere Gestalt der bilateralen Larven und ihrer Vibrissen, sondern auch ihr wesentlicher innerer Körperbau sind bei Echinodermen und Vermalien so ähnlich, dass man sie früher überhaupt nicht unterschieden hatte. Selbst der klar blickende JOHANNES MÜLLER, der zuerst den ontogenetischen Zusammenhang zwischen den bilateralen Pluteus-Larven und den pentaradialen Astrozoen der Ophiureen und Echinideen aufdeckte, hielt noch *Tornaria* für eine ächte Echinodermen-Larve; ihr Zusammenhang mit den Enteropneusten (*Balanoglossus*) wurde erst

viel später entdeckt. Auch *Actinotrocha*, die Larve von *Phoronis*, wurde einmal zu den Echinodermen gestellt. Trotzdem wollen noch jetzt viele Autoren jene nahe und innige Verwandtschaft nicht anerkennen; so sagen z. B. KORSCHELT und HEIDER (1890, 43, pag. 306): „Mit der Frage, welcher Art wohl die bilateralen Vorfahren der radiären Stammform gewesen sein mögen, stehen wir vollkommen in der Luft; die Ontogenie giebt keine Antwort auf diese Frage.“

Nach meiner Ansicht können die Dipleurula-Larven der *Echinodermen* den ächten *Vermalien* ohne Bedenken angeschlossen werden; die rein bilaterale Körperform und der circorale Flimmerkranz sind in beiden Stämmen dieselben, ebenso der mediane einfache Darm mit den beiden ventralen Oeffnungen, dem vorderen Mund und dem hinteren After. Neuerdings ist sogar bei einzelnen Astrolarven von SEMON u. A. ein primäres Nerven-System gefunden worden, welches ganz demjenigen mancher Würmer-Larven gleicht: eine Scheitel-Platte (Acroganglion) und ein Paar laterale Nervenstämme. Welcher Unterschied besteht überhaupt zwischen den einfachsten Formen der Astrolarven (*Scaphularia*, *Auricularia*) und den mesotrochen Larven mancher Würmer (Chaetopteriden, Capitelliden)?

Die wesentliche Uebereinstimmung der Organisation in den bilateralen Dipleurula-Larven der Echinodermen und den ähnlichen Larven vieler Vermalien berechtigt uns aber nicht nur, die ersteren von einem Zweige der letzteren abzuleiten, sondern auch über den Körperbau einer gemeinsamen älteren Ahnen-Form beider Gruppen uns bestimmte Vorstellungen zu machen. Als solche betrachte ich vor Allen die Klasse der Rotatorien. Mit demselben Rechte, mit welchem viele neuere Zoologen die *Trochophora*-Larven von Helminthen und Anneliden, die *Veliger*-Larven von Mollusken u. s. w. als palingenetische Schattenbilder von uralten Räderthier-Ahnen dieser Gruppen ansehen, mit demselben Rechte betrachten wir als solche die *Dipleurula*-Larven der Echinodermen.

Echinodermen und Rotatorien. Als charakteristische Merkmale der Organisation, welche den *Dipleurula*-Larven der Echinodermen und den heutigen *Rotatorien* (— als verkümmerten Ueberresten ihrer *Trochozoen*-Ahnen —) gemeinsam sind, betrachte ich folgende: 1. Die bilateral-symmetrische Körperform, 2. die circorale Flimmerschnur (Vibrissa), 3. den dreitheiligen Darm mit Mund und After, 4. das primitive Nerven-System (Scheitel-Platte). Dazu kommen noch bei einzelnen Rotatorien besondere Bildungen, welche auffallende Aehnlichkeit (— wenn auch nur durch Konvergenz —) mit entsprechenden Organen mancher Astrolarven besitzen. Das Räder-Organ von *Noteus quadricornis* (Taf. V, Fig. 9), dessen getäfelter Rücken-Panzer an denjenigen der *Anomocystiden* erinnert (Taf. II, Fig. 1—16), ist in drei Wimper-Lappen gespalten, einen unpaaren frontalen und zwei paarige laterale; ihre Lage gleicht derjenigen der drei Mundfühler von *Eocystis* (Taf. V, Fig. 11) und von trinemalen Palaeocystiden (*Arachnocystis*, Taf. I, Fig. 1). *Stephanoceros Eichhornii* hat sogar einen circoralen Kranz von fünf langen wimpernden Tentakeln, wie wir ihn bei *Pentactaea* voraussetzen (Taf. V, Fig. 12) und bei *Palaeocystis* weiter entwickelt finden (Taf. I, Fig. 5). Diese pentanemalen, sowie viele andere *Rotatorien*

tragen hinten einen Schwanz-Anhang, der zur zeitweiligen oder bleibenden Anheftung dienen kann, wie bei vielen *Amphorideen* und *Cystoideen*. Hier und dort findet sich sogar oft die gleiche eigenthümliche Einrichtung, dass die einzelnen Röhren-Stücke des gegliederten Schwanzes in einander geschoben werden können, gleich den Stücken eines Fernrohrs, so bei *Callocystiden*, *Glyptocystiden* u. A. (vergl. Taf. III, Fig. 1—26).

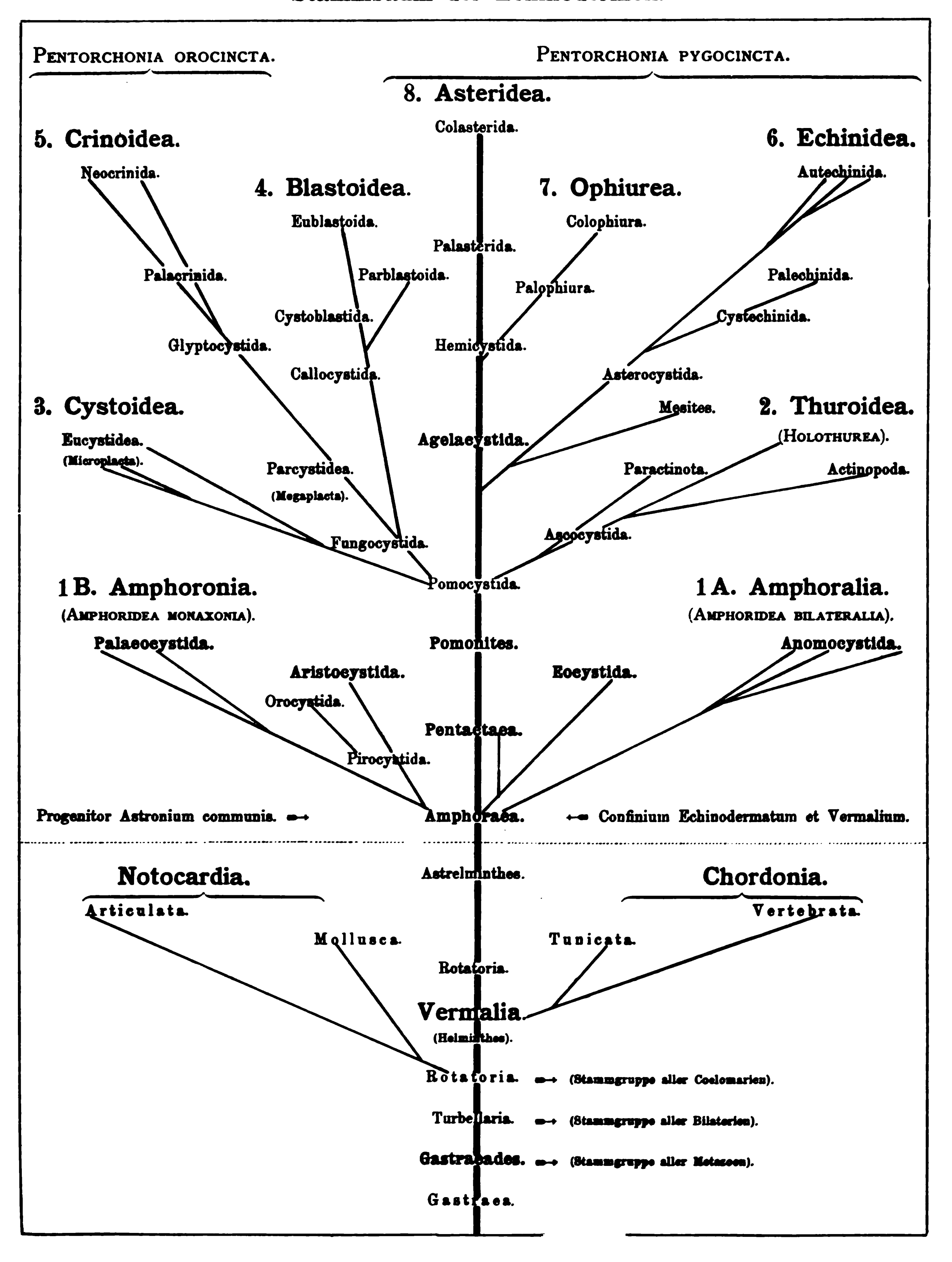
Echinodermen und Bryozoen. Nächst den *Rotatorien* sind es gewisse, diesen nahe verwandte *Bryozoen*, bei denen wir morphologische Beziehungen zu Astrolarven finden, und zwar besonders zu der festsitzenden Pentactula-Larve. Namentlich scheint mir *Loxosoma singulare*, mit einem Kranze von zehn circoralen Tentakeln, und einer schiefen Mundscheibe, von Interesse für die Veränderungen, welche eine bilaterale Vermalien-Form durch Anpassung an festsitzende Lebensweise erfährt (Taf. V, Fig. 13). Die hohlen, aussen und innen flimmernden Tentakeln werden allerdings bei den *Bryozoen* direkt vom Coelom aus mit Lymphe gefüllt, bei den *Amphorideen* dagegen vom Hydrocircus aus; allein auch der letztere führt seinen Ursprung auf das Coelom zurück. Noch näher als diese Bryozoa endoprocta (*Loxosoma*, *Pedicellina*) scheinen den Echinodermen die Pterobranchia zu stehen: *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura* (5, pag. 1191—1197). Die eigenthümlichen Coelom-Bildungen derselben sind besonders wichtig. Der sagittale Längsschnitt durch *Cephalodiscus* (5, pag. 1193, Fig. 851) entspricht im Ganzen dem hypothetischen Bilde, das wir uns von dem Median-Schnitt einer *Amphoridee* machen können. Auf der nach oben gekehrten Ventral-Fläche liegen dicht hinter einander vier Oeffnungen: 1. der Mund, umgeben von einem Tentakel-Kranz, 2. die „Eichelpforte", die äussere Oeffnung des Eichel-Coeloms, 3. der Gonoporus, 4. der After. Wenn wir das unpaare „Eichel-Coelom" (— welches demjenigen von *Balanoglossus* homologisirt wird —) mit dem Hydrocoel der *Amphorideen*, und seine Oeffnung, die Eichelpforte, mit dem Hydroporus der letzteren vergleichen, ist die Lage der vier Ostien dieselbe wie bei *Aristocystis* (Taf. II, Fig. 17, 18). Da anderseits *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* auch den Enteropneusten nahe zu stehen scheinen, und diese wiederum den *Ascidien*, so kann man diese vereinzelten Ueberreste uralter Helminthen-Stämme als abgerissene Aestchen eines mächtigen und vielverzweigten Baumes betrachten, aus welchem zwei divergente Hauptstämme hervorgingen, einerseits die Echinodermen (*Amphorideen*), anderseits die Chordonien (*Tunicaten* und *Vertebraten*).

Echinodermen und Chordonien. Die entfernte Verwandtschaft zwischen den Sternthieren und den scheinbar ganz verschiedenen Chordathieren wird nicht allein durch die eben erwähnten Beziehungen beider Stämme zu den Enteropneusten angedeutet, sondern auch durch andere Uebereinstimmungen; und zwar gilt dies für beide Hauptgruppen der Chordonien, für die Mantelthiere und die Wirbelthiere. Unter den Tunicaten sind es die *Ascidien*, welche beim Uebergange von der frei schwimmenden zur festsitzenden Lebensweise ganz ähnliche Umbildungen erfahren, wie die *Amphorideen* und *Cystoideen*. Hier wie dort liegen die beiden Darm-Oeffnungen bei der planktonischen Larve weit entfernt unten auf der Bauchseite, bei dem benthonischen sessilen Reifethier dagegen nahe bei einander auf dem Scheitel.

System der Echinodermen.

Cladome.	Klassen.	Charakter der Subklassen.	Subklassen oder Legionen.
I. Cladom: **Monorchonia (Noncincta).** Gonaden einfach (ein Paar), mit unpaarem dorsalen Gonoductus. Paraxon-Drüse, Genital-Sinus und Genital-Stolonen fehlen ganz. Thecozoa.	1. **Amphoridea.** Anthodium fehlt ganz. Ambulacren und Subvektoren fehlen.	Theca bilateral, frei, dorso-ventral differenzirt.	1 A. **Amphoralia** (*Archamphoria*).
		Theca monaxon, sessil, nicht dorso-ventral differenzirt.	1 B. **Amphoronia** (*Cystamphoria*).
	2. **Holothurea.** Anthodium komplet. Kein Platten-Panzer. Subvektoren geschlossen.	Orale Tentakel-Kanäle aus dem Hydrocircus.	2 A. **Paractinota** (*Parholothuria*).
		Orale Tentakel-Kanäle aus den Prinzipal-Kanälen entspringend.	2 B. **Actinopoda** (*Autholothuria*).
	3. **Cystoidea.** Anthodium ventral. Platten-Panzer meist starr. Subvektoren meist offen.	Theca-Panzer mit zahlreichen kleinen Platten (40—80 und mehr).	3 A. **Microplacta** (*Eucystidea*).
		Theca-Panzer mit wenigen grossen Tafeln (13—20).	3 B. **Megaplacta** (*Parcystidea*).
II. Cladom: **Pentorchonia (Orocincta).** Gonaden fünffach (fünf oder 5 × x Paare). 5 Genital-Stolonen perradial, ventral. Paraxon-Drüse mit circoralem Genital-Sinus. Festsitzend auf der Rückenfläche, Mund oben. Pelmatozoa.	4. **Blastoidea.** Anthodium ventral, Sternarme fehlen. Panzer-Kapsel starr, Subvektoren meist geschlossen.	Anthodium regulär-pentaradial; alle 5 Ambulacra gleich	4 A. **Eublastoida** (*Pentremitaria*)
		Anthodium amphipleurisch (bilateral). Frontal-Ambulacrum verschieden.	4 B. **Parblastoida** (*Astrocrinaria*).
	5. **Crinoidea.** Anthodium ventral, Stern-Arme gegliedert. Panzer-Kapsel dorsal starr, ventral dehnbar. Subvektoren bald offen, bald geschlossen.	Theca mit Anal-Tafeln, stärker als die Arme entwickelt.	5 A. **Palacrinida** (*Tessellata*).
		Theca ohne Anal-Tafeln, schwächer als die Arme entwickelt.	5 B. **Neocrinida** (*Articulata*).
III. Cladom: **Pentorchonia (Pygocincta).** Gonaden fünffach (5 oder 5 × x Paare). 5 Genital-Stolonen interradial, dorsal. Paraxon-Drüse mit periproctalem Genital-Sinus. Frei kriechend auf der Bauchfläche, Mund unten. Echinozoa.	6. **Echinidea.** Anthodium komplet, Stern-Arme fehlen. Panzer-Kapsel starr. Subvektoren geschlossen.	Theca mit zahlreichen (25 bis 75) Meridian-Reihen von Panzer-Platten.	6 A. **Palechinida** (*Palechinoidea*).
		Theca stets mit 20 Meridian-Reihen von Panzer-Platten (in 10 Paaren).	6 B. **Autechinida** (*Evechinoidea*).
	7. **Ophiurea.** Anthodium ventral, Stern-Arme gegliedert. Platten-Panzer beweglich. Subvektoren geschlossen.	Halbwirbel der Arme getrennt, stabförmig.	7 A. **Palophiura** (*Palaeophiuroidea*).
		Halbwirbel der Arme verschmolzen zu Vollwirbeln.	7 B. **Colophiura** (*Autophiuroidea*).
	8. **Asteridea.** Anthodium ventral, Stern-Arme gegliedert. Platten-Panzer beweglich. Subvektoren offen.	Ambulacral-Platten der Arme alternal.	8 A. **Palasterida** (*Encrinasteria*).
		Ambulacral-Platten der Arme konjugal (paarweise gegenüberstehend).	8 B. **Colasterida** (*Evonasteria*).

Stammbaum der Echinodermen.



Manche Ascidien tragen um die Mundöffnung auch einen ähnlichen Kranz von radiären Tentakeln, und andere an beiden Darm-Oeffnungen eine Klappen-Pyramide, die ganz derjenigen vieler Monorchonien gleicht. Sehr ähnlich der bilateralen gepanzerten Holothurien-Form *Psolus* verhält sich namentlich *Chelyosoma* (Taf. V, Fig. 8): bei dieser Ascidie sind die Tafeln des beweglichen Panzers ganz ähnlich zusammengenäht, wie bei vielen *Amphorideen* und *Cystoideen* mit „Poren-Rauten."

Den Vertebraten nähern sich die Echinodermen vor allem durch die eigenthümliche Skeletbildung; sie sind fast die einzigen Wirbellosen, welche gleich jenen Kalk in grösserer Menge im Corium ablagern und durch Verbindung dieser Kalktafeln ein dermales Tafel-Skelet herstellen. Die Placoid-Schuppen der Fische und die Panzer-Platten der Stegocephalen haben unter allen übrigen Skelet-Bildungen die meiste Aehnlichkeit mit dem Haut-Panzer der Echinodermen; sogar die mikroskopische Struktur und die Entstehung im Konnektiv bietet mancherlei Uebereinstimmung. Mit einem gewissen Recht konnten daher ältere Zoologen die Panzer-Stücke der Echinodermen als „Knochen" bezeichnen. Eine weitere bedeutungsvolle Uebereinstimmung bietet vielleicht die Entstehung der „Nervenröhren" in beiden Stämmen. Die offene Medullar-Rinne der Vertebraten-Ahnen hatte möglicherweise eine ähnliche Bedeutung, wie die flimmernden Subvektiv-Rinnen der Echinodermen, und der Verschluss derselben zum „Medullar-Rohr", sowie dessen Versenkung in die Tiefe des Tegumentes, finden ihr Analogon in der Bildung der geschlossenen Subvektoren oder der „Epineural-Kanäle" bei *Holothurien*, *Echinideen* und *Ophiureen*.

I. Anhang.

Systematische Determination der Amphorideen und Cystoideen

in Barrande, Système Silurien du Centre de la Bohême. Vol. VII. 1887.

Nota: Die I. Spalte erhält die Bezeichnungen von Barrande (12), nebst Angabe der Seite und Tafel in seinem Werke; die II. Spalte die Bezeichnung unseres Systems, die III. Spalte die Angabe der zugehörigen Familie (und in Klammern Ordnung), die IV. Spalte die Subfamilie, nebst Nummer unserer Tafeln. Von den 30 angeführten Genera Barrande's sind 10 *ganz unsicher*. (Vergl. hierzu pag. 74).

A. Première Subdivision: Cystidées de la Faune troisième. (Silurien supérieur.)

I.	II.	III.	IV.
1. Homocystites 12, p. 77, Pl. 28 II.	**Homocystis** altera.	**Glyptocystida** (Cyst. Megapl.).	Sycocystida, Taf. IV, Fig. 26, 27.
2. Proteocystites p. 78, Pl. 30.	**Proteocystis** flava.	**Pomocystida** (Cyst. Micropl.).	Proteocystida, Text-Fig. 11 (pag. 97).
3. *Rhombifera* I, p. 80, Pl. 31, I.	*Forma dubia!*	*Crinoidea?*	Haplocrinida? (Stephanocrinida?).
4. *Staurosoma*, p. 81, Pl. 31 III.	**Staurocystis** cruciata?	**Callocystida?** (Cyst. Megapl.)	Apiocystida? Taf. III, Fig. 1—3.

B. Deuxième Subdivision: Cystidées de la Faune séconde. (Silurien inférieur.)

5. Agelacrinites, p. 83, Pl. 37.	**Hemicystis** bohemica.	**Agelacystida** (Cyst. Micropl.).	Hemicystida, Taf. III, Fig. 27, 28.
6. Anomalocystites, p. 89, Pl. 5.	**Placocystis** ensifer.	**Anomocystida** (Amphoralia).	Placocystida, Taf. II, Fig. 5—7.
7. Archaeocystites, p. 94, Pl. 2, Fig. 4.	**Archaeocystis** medusa.	**Palaeocystida** (Amphoronia).	Acanthocystida, Taf. I, Fig. 7.
8. Aristocystites, p. 95, Pl. 9—14.	**Aristocystis** bohemica.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Pirocystida, Taf. II, Fig. 17, 18.
9. Ascocystites, p. 115, Pl. 32, 33.	**Ascocystis** drabowiensis.	**Ascocystida** (Holothurea?)	Ascocystida, Taf. IV, Fig. 1—13.
10. *Baculocystites*, p. 118, Pl. 36, Fig. 1.	*Fragmentum dubium!*	*Aristocystida?*	*Pirocystida?*
11. *Balanocystites*, p. 119, Pl. 5, III.	*Forma valde dubia!!*	—	—
12. *Cardiocystites*, p. 120, Pl. 31, V.	*Forma incompleta!*	*Callocystida?*	*Apiocystida?*
13. Craterina, p. 121, Pl. 17—21.	**Craterina** excavata.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Pirocystida.
14. Dendrocystites, p. 142, Pl. 26, 27.	**Dendrocystis** Sedgwickii.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Pirocystida, Taf. II, Fig. 23, 24.
15A. Deutocystites, p. 145, Pl. 16.	**Amphoracystis** irregularis.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Pirocystida, Text-Figur 3 (pag. 52).
15B. Deutocystites, p. 147, Pl. 15, 16.	**Deutocystis** modesta.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Pirocystida, Taf. II, Fig. 19, 20.
16A. Echinosphaerites, p. 150, Pl. 22—25.	**Arachnocystis** infausta.	**Palaeocystida** (Amphoronia).	Arachnocystida, Taf. I, Fig. 1.
16B. Echinosphaerites, p. 153, Pl. 16, Fig. 1—23.	**Heliocystis** confortata.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Orocystida, Taf. II, Fig. 25, 26.
17. Fungocystites, p. 157, Pl. 17, 1.	**Fungocystis** rarissima.	**Fungocystida** (Cyst. Micropl.).	Proteocystida, Text-Fig. 14 (pag. 105).
18. *Mespilocystites*, p. 162, Pl. 38, Fig. 1.	*Forma dubia* (*Stephanocrinus?*)	*Crinoidea?*	*Haplocrinida?*
19. Mimocystites, p. 163, Pl. 28, I.	**Mimocystis** bohemica.	**Glyptocystida** (Cyst. Megapl.).	Sycocystida, Taf. IV, Fig. 28, 29.
20. Mitrocystites, p. 164, Pl. 4, 5.	**Mitrocystis** mitra.	**Anomocystida** (Amphoralia).	Pleurocystida, Taf. II, Fig. 13, 14.
21. *Neocystites*, p. 166, Pl. 4, III.	*Forma valde dubia!!*	—	—
22. Orocystites, p. 168, Pl. 7, 8.	**Orocystis** Helmhackeri.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Orocystida, Text-Figur 4 (pag. 57).
23. Pyrocystites, p. 170, Pl. 29.	**Pirocystis** pirum.	**Aristocystida** (Amphoronia).	Pirocystida, Taf. II, Fig. 21, 22.
24. *Rhombifera*, p. 174, Pl. 6, Fig. 1—21.	*Forma dubia!*	*Crinoidea?*	*Haplocrinida?*

C. Troisième Subdivision: Cystidées da la Faune primordiale (Cambrien).

25. Acanthocystites, p. 180, Pl. 2, Fig. 13—15.	**Acanthocystis** briareus.	**Palaeocystida** (Amphoronia).	Acanthocystida, Taf. I, Fig. 1—6.
26. *Cigara,* p. 181, Pl. ?, Fig. 34.	*Fragmentum dubium!*	*Aristocystida?*	*Pirocystida?*
27. *Lapillocystites,* p. 182, Pl. 2, Fig. 27—30.	*Fragmentum dubium!*	*Eocystida?*	Pentactaeida? (Vergl. *Palamphora,* pag. 33).
28. Lichenoides, p. 183, Pl. 1.	**Lichenocystis** prisca.	**Glyptocystida** (Cyst. Megapl.).	Sycocystida, Taf. IV, Fig. 23—25.
29. *Pilocystites,* p. 185, Pl. 2, Fig. 26.	*Fragmentum dubium!*	*Aristocystida?*	*Pirocystida?*
30 A. Trochocystites A, p. 185, Pl. 3, Fig. 1—22.	**Trochocystis** bohemica.	**Anomocystida** (Amphoralia).	Placocystida, Taf. II, Fig. 3, 4.
30 B. Trochocystites B, p. 185, Pl. 3, Fig. 29—38.	**Trigonocystis** trigona.	**Anomocystida** (Amphoralia).	Placocystida, Taf. II, Fig. 1, 2.

II. Anhang.

Camarocystida = Lobolithes.

Im silurischen System von Böhmen hat BARRANDE (schon vor 50 Jahren) zahlreiche Reste von grossen Echinodermen entdeckt, welche er in dem „Programme Général“ seines grossen Cystoideen-Werkes unter der Bezeichnung „Lobolithes“ anführt (12, pag. 1). Er betrachtet dieselben als Typen einer neuen, ganz eigenthümlichen Klasse von Echinodermen, welche sich von allen anderen „durch die Abwesenheit jeder Regelmässigkeit“ in ihrer Bildung unterscheiden. BARRANDE hat die unregelmässig rundlichen, blasenförmigen Körper dieser merkwürdigen Fossilien, welche mehrere (bis 18) Centimeter Durchmesser erreichen, auf 13 (noch nicht publizirten) Tafeln seines Werkes abgebildet (vorläufig als Pl. 67 bis 79 bezeichnet).

Aehnliche Körper fand später im silurischen System von Nord-Amerika JAMES HALL; er beschrieb sie anfangs (1872) als Cystoideen (im Anschluss an *Agelacrinus,* 24, 24 pag. 216, Pl. 7, Fig. 1 bis 7: *Lichenocrinus Dyeri* und *Lichenocrinus crateriformis*). Später (1879) erklärte er sie dagegen für die modifizirten, blasenförmig aufgetriebenen Wurzeln von ächten Crinoideen *(Scyphocrinus* u. A.); es seien mit Luft gefüllte Schwimm-Apparate. Diese Ansicht theilen auch, brieflicher Mittheilung zu Folge, die Wiener Geologen, welche die böhmischen Lobolithen genau studirt haben, und welche die Tafeln von BARRANDE demnächst mit Erläuterungen publiziren werden, Prof. WAAGEN und Dr. JAHN.

In seinen trefflichen, vor Kurzem erschienenen Grundzügen der Palaeontologie führt ZITTEL unter seinen neun Familien der Cystoideen als dritte (— jedoch mit vorgesetztem ? —) die *Camarocystida* an und definirt sie folgendermassen: „Kelch kugelig, aus zahllosen polygonalen Täfelchen zusammengesetzt, im Innern durch Scheidewände, welche sich äusserlich durch Einschnürungen erkennen lassen, in 4—6 Kammern abgetheilt, mit dem Scheitel zuweilen aufgewachsen. Unterseite mit langem dünnen Stiel." Indessen ersehe ich aus einer brieflichen Mittheilung, dass ZITTEL sich jetzt auch der Ansicht von HALL, WAAGEN und JAHN angeschlossen hat.

Die 13 lithographirten Tafeln von BARRANDE, welche Herr Professor WAAGEN mir zur Ansicht zu senden die Güte hatte, enthalten die Abbildungen vieler Lobolithen in natürlicher Grösse: kugelige oder unregelmässig rundliche Blasen, deren dicke Wand mit kleinen polygonalen Platten getäfelt ist. Die meisten Kapseln haben die Grösse eines Kindskopfes; die grössten erreichen 0,2 m Durchmesser und darüber. Die vergrösserten Täfelchen mit ihrer eigenthümlichen Struktur lassen keinen Zweifel darüber, dass es sich um Echinodermen handelt. Beim ersten Anblick vieler Figuren könnte man denken, dass sie irreguläre Panzer-Kapseln von einfachen Amphorideen darstellen, ähnlich *Aristocystis*, *Deutocystis* etc. Gegen diese Annahme sprechen aber entscheidend zwei Thatsachen: I. die Panzer-Kapseln zeigen keine einzige Oeffnung, sondern sind völlig geschlossen. An der einen Seite sassen sie unmittelbar dem Meeresboden auf (— sie sind, wie die Beschreibung lautete, „mit dem abgeplatteten Scheitel aufgewachsen" —); an der entgegengesetzten Seite erhebt sich aus ihnen eine schlanke Säule, welche mehrere Meter Länge erreichen kann. II. Diese Säule ist fünfseitig-prismatisch, gegliedert und zeigt vollkommen die Struktur eines gewöhnlichen ächten Crinoideen-Stiels; die einzelnen Glieder zeigen an den Gelenkflächen eine centrale Oeffnung (Stielkanal) und eine regulär fünfstrahlige Sternfigur. Diese charakteristische Struktur ist ausschliesslich der Klasse der *Crinoideen* eigenthümlich, sie findet sich bei keinen anderen Echinodermen; sie fehlt ebensowohl den ächten *Cystoideen*, wie den *Amphorideen*. Diese Thatsache erklärt sich einfach dadurch, dass bei den Crinoideen allein das „gekammerte Organ" oder der Fünfkammer-Schlauch sich von der Basis des Kelches aus in den hohlen gegliederten Stiel fortsetzt. Dagegen bleibt die Pentaradial-Struktur bei den Cystoideen auf die eigentliche Theca beschränkt.

Durch eigene Untersuchung einiger trefflich erhaltener Lobolithen, welche Herr Dr. JAHN gesammelt und mir zu übersenden die Güte hatte, konnte ich mich von der Richtigkeit seiner Deutung überzeugen; es sind unzweifelhaft blasenförmige Auftreibungen von grossen *Crinoideen*-Stielen. Jedoch möchte ich dieselben nicht für „Schwimm-Apparate" halten, sondern entweder für Brutbehälter oder (wahrscheinlich) für pathologische Cysten, welche durch Parasiten veranlasst sind. Aehnliche Bildungen hat LUDWIG VON GRAFF sowohl bei fossilen als bei lebenden *Crinoideen* beschrieben und den Beweis geliefert, dass sie durch die bekannten Parasiten derselben, Anneliden aus der Gattung *Myzostoma* veranlasst sind; er vergleicht sie richtig mit „Pflanzen-Gallen". (Ueber einige Deformitäten an fossilen Crinoideen, Palaeontographica Bd. 31, 1885.)

Litteratur-Verzeichniss.

1. Müller, Johannes, 1846—1855. Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Sieben Abhandlungen. (Abhandl. d. Berlin. Akad. d. Wissensch.)
2. Gegenbaur, Carl, 1859—1870. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. (I. Auflage 1859, II. Auflage 1870.)
3. Haeckel, Ernst, 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Band II. Systematische Entwickelungsgeschichte der Echinodermata, pag. LXII—LXXVII.
4. Semon, Richard, 1888. Die Entwickelung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. (Jena, Zeitschrift f. Naturw. Bd. XXII.)
5. Lang, Arnold, 1894. Vergleichende Anatomie der Echinodermen und Enteropneusten. IV. Theil des Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie.
6. Ludwig, Hubert, 1877—1891. Morphologische Studien an Echinodermen. (Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. 28—51. Vom 28.—37. Bd. auch separat erschienen).
7. Zittel, Karl, 1895. Grundzüge der Palaeontologie. Cystoidea, pag. 148—158.
8. Neumayr, Melchior, 1889. Die Stämme des Thierreiches. (IV. Kapitel: Echinodermen. pag. 348—504).
9. Steinmann und Doederlein, 1890. Elemente der Palaeontologie. Cystoidea, pag. 176—185.
10. Sarasin (Paul und Fritz), 1888. Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. (Forschungen auf Ceylon; Bd. I, Heft 3, pag. 83—154).
11. Buch, Leopold, 1845. Ueber Cystideen, eingeleitet durch die Entwickelung der Eigenthümlichkeiten von Caryocrinus ornatus. Abhandl. d. Berlin. Akad. d. Wissensch.
12. Barrande, Joachim, 1887. Système Silurien du Centre de la Bohème. Vol. VII (publié par W. Waagen: Cystidées. (39 Planches.)
13. Angelin, Nicolaus Petrus, 1878. Iconographia Crinoideorum in Stratis Sueciae Siluricis Fossilium (cum Tabulis 29).
14. Forbes, Edward, 1848. On the Cystideae of the Silurian rocks of the British Islands. (Memoirs Geolog. Survey Great Britain.) Vol. II, Part. 2; pag. 483—538; Pl. 11—23.
15. Billings, E., 1858. On the Cystideae of the Lower Silurian rocks of Canada. Geolog. Survey of Canada. Decade III, pag. 9—74, Pl. I—X.
16. Volborth, Alexander, 1846. Ueber die Russischen Sphaeroniten und die Arme der Cystideen. Verhandl. der Russischen Mineralog. Gesellsch. zu Petersburg. pag. 161—198, Tab. 9, 10.
17. Eichwald, Eduard, 1860. Lethaea Rossica. Vol. I. Cystidées, pag. 613—649, Tab. 32.
18. Schmidt, Fr., 1874. Ueber baltisch-silurische Petrefacten. Cystideen. Mémoires de l'Acad. Pétersb. Tome XXII, Nr. 11.
19. Hall, James, 1852. Palaeontology of New York. Vol. II and III (1859).
20. Billings, E., 1869. Notes on the Structure of the Crinoidea, Cystoidea and Blastoidea. Americ. Journ. of Sciences. Vol. 48, 49. (Reprint. in Annals and Magaz. Nat. Hist.) 4. Ser. Vol. V and VII.
21. Walther, Johannes, 1886. Untersuchungen über den Bau der Crinoiden. Palaeontographica. Bd. 32, pag. 155—200, Taf. 23—26.
22. Wachsmuth (Charles) and Springer (Frank), 1879—1886. Revision of the Palaeocrinoidea. Part. I—III.
23. Roemer (Ferdinand), 1860. Die Silurische Fauna des westlichen Tennessee.
24. Hall, James, 1868 and 1872. Contributions to Palaeontology (Silurian Fossils of North-America). 20. and 24. Annual Report of Reg. Un. New York.
25. Müller, Johannes, 1854. Ueber den Bau der Echinodermen. Abhandl. d. Berlin. Akad.
26. Woodward, Henry, 1880. Notes on the Anomalocystidae, a remarkable family of Cystoidea. Geolog. Magazine, Dec. II, Vol. VII, Nr. 5, pag. 193.

27. NEUMAYR, MELCHIOR, 1881. Morphologische Studien über fossile Echinodermen. Abhandl. Wien. Akad.
28. QUENSTEDT, F. A., 1876. Petrefactenkunde Deutschlands. Bd. IV. Die Asteriden und Echiniden, nebst Cystideen und Blastoideen.
29. ZITTEL, KARL, 1876. Handbuch der Palaeozoologie. Bd. I. Cystoidea. pag. 405--427.
30. BERNARD, FELIX, 1895. Éléments de Paléontologie.
31. HAECKEL, ERNST, 1894—1896. Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. Theil II, Kapitel VI: Echinodermen.
32. SEMON, RICHARD, 1889. Die Homologien innerhalb des Echinodermen-Stammes. Morpholog. Jahrb. Bd. XV.
33. CHALLENGER-VOYAGE, Zoology. Reports on the Echinodermata, 1881—1889.
THEEL, HJALMAR, Report on the Holuthurioidea. Vol. 4 and 14. 1882—1885.
34. LUDWIG, HUBERT, 1892. Die Seewalzen (Holothurioidea). In BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. II, Abth. 3, Buch I.
35. KOWALEVSKY, ALEXANDER, 1867. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Holothurien. Mém. Acad. Pétersb. Sér. VII, Tom. 11.
36. TEUSCHER, REINHOLD, 1876. Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Band 10.
37. BÜTSCHLI, OTTO, 1892. Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Urform. Zeitschr. für wiss. Zool. Vol. 53. Suppl.
38. CUÉNOT, LOUIS, 1891. Études morphologiques sur les Echinodermes. Archives de Biologie. Tome XI.
39. BELL, JEFFREY, 1891. On the Arrangement and Inter-Relations of the classes of the Echinodermata. Ann and Mag. Nat. Hist. Ser. VI, Vol. VIII.
40. HUXLEY, THOMAS, 1878. Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Kapitel IX, Die Echinodermen.
41. HAECKEL, ERNST, 1872—1877. Studien zur Gastraea-Theorie. (— Die Keimblätter-Theorie und der Stammbaum des Thierreichs, in: Biologie der Kalkschwämme, 1872, Bd. I, pag. 464.)
42. HERTWIG, OSCAR und RICHARD, 1881. Die Coelom-Theorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Heft IV der Studien zur Blätter-Theorie. Jena. Zeitschr. f. Nat. Bd. 15.
43. KORSCHELT und HEIDER, 1890. Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. XIV. Kapitel, Echinodermen. pag. 259.
44. SELENKA, EMIL, 1883. Die Keimblätter der Echinodermen. (II. Heft der Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere.) — 1876. Zur Entwickelung der Holothurien. KeimblätterTheorie.
45. HAECKEL, ERNST, 1878. Die Kometen-Form der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen (Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 46.)
46. SEMON, RICHARD, 1891. Zur Morphologie der bilateralen Wimperschnüre der Echinodermen-Larven. Jena. Zeitschr. für Naturw. Bd. 25.
47. SEELIGER, OSWALD, 1892. Studien zur Entwickelungsgeschichte der Crinoiden (Antedon rosacea). In SPENGEL, Zool. Jahrb. Abtheil. für Morphol. Bd. 6.
48. BURY, HENRY, 1889. Studies in the Embryology of Echinoderms. 1895, The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. Micros. Sc. Vol. 29 and 38.
49. JAEKEL, OTTO, 1895. Ueber die Organisation der Cystoideen. Verhandl. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Strassburg. p. 109.
50. HAECKEL, ERNST, 1895. Die Cambrische Stammgruppe der Echinodermen. Jena. Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXX.

Tafel-Erklärung.

Tafel I.

Palaeocystida.

Fig. 1—1B. **Arachnocystis infausta** (= *Echinosphaera infausta*, Cambrium von Böhmen). Kopie nach Barrande (12, Pl. 22—25). o Mund, von drei Brachiolen umgeben, g Gonoporus, a After. Fig. 1a. Der triradiale Mundspalt, zwischen den Insertions-Stellen der drei Arme, umgeben von fünf Circoral-Platten. Fig. 1b. Der After mit der fünfklappigen After-Pyramide.

Fig. 2—2A. **Citrocystis citrus** (= *Echinosphaera citrus*, Unter-Silur von Schweden). Fig. 2. Theca von der linken Seite, o Mund, g Gonoporus, a After. Fig. 2A der Hals („Collum") oder das Mundrohr eines anderen Exemplars, von der linken Seite (nach Angelin, 13, Tab. XIV, Fig. 4).

Fig. 3—3E. **Crystallocystis aurantium** (= *Echinosphaera aurantium*, Unter-Silur von Schweden). (Kopie nach Angelin, 13, Tab. XIV). Fig. 3 Theca von der linken Seite, o Mund, g Gonoporus, a After. Fig. 3A der Mund, mit dem Ursprung der 5 Arme, vergrössert. Fig. 3B drei Tafeln des Panzers, mit den Rippen-Sternen und Poren-Rauten, vergrössert. Fig. 3C Peristom eines anderen Exemplars, von oben gesehen, an welchem der Ursprung der fünf Mundarme sehr gut erhalten ist (der unpaare frontale ungetheilt, die beiden lateralen gabeltheilig); Subvektakeln mit Saumplättchen bedeckt. Fig. 3D. Peristom eines zweiarmigen (abnormen) Individuums, mit einfachem transversalen Mundspalt (von oben). Fig. 3E Peristom eines vierarmigen Individuums, mit kreuzförmiger Mundnaht, von oben (Fig. 3D und 3E Kopie nach Volborth 16, Taf. IX).

Fig. 4—4C. **Comarocystis punctata** (Unter-Silur von Canada). Kopie nach Billings (15, Pl. V). Fig. 4 das ganze Thier, mit restaurirten vier Mundarmen und Stiel, von der Anal-Seite. o Mund, a After, p Stiel, Fig. 4A der lange Mundspalt, mit der Insertion der zwei Arm-Paare an beiden Mundwinkeln. Fig. 4B der After mit fünftheiliger Klappen-Pyramide und fünf Perianal-Plättchen. Fig. 4C eine Panzer-Platte.

Fig. 5—5B. **Palaeocystis pentolena** (Unter-Silur von Canada). Fig. 5 Restauration des ganzen Thieres mit seinen fünf Armen, nach einem unvollständigen Fragment; Ansicht von der linken Seite: o Mund, g Gonoporus, a After. Fig. 5A der fünfspaltige Mund, mit dem Ursprung der fünf Arme, von oben gesehen (Konstruktions-Bild). Fig. 5B eine hexagonale Panzer-Platte mit den Hälften von sechs Poren-Rauten.

Fig. 6—6B. **Acanthocystis briareus** (Cambrium von Böhmen). Restaurirte und vergrösserte Kopie nach Barrande (12, Pl. 2, Fig. 13—15). Fig. 6 das ganze Thier, mit kompleten 15 Mundarmen (Pentadecal-Stufe) und mit reconstruirten Tentakeln, von der Anal-Seite; in der Mitte die sechsklappige After-Pyramide. Fig. 6A eine Panzer-Platte, vergrössert, Fig. 6B Stück eines Mundarmes, vergrössert.

Fig. 7—7B. **Archaeocystis medusa** (Cambrium von Böhmen). Kopie nach Barrande (12, Pl. 2, Fig. 4—6). Fig. 7 die Theca mit 25 Armen (Pentapalmar-Stufe). Fig. 7A Fragmente von zwei Armen, Fig. 7B das oberste Stück des gegliederten Stieles.

Tafel II.

Anomocystida Fig. 1—16. — **Aristocystida** Fig. 17—28.

Fig. 1, 2. **Trigonocystis trigona** (Cambrium von Böhmen). Kopie nach BARRANDE, 12, Pl. 3. Fig. 1 Dorsal-Ansicht, Fig. 2 Ventral-Ansicht. o Mund, g Gonoporus, a After.

Fig. 3, 4. **Trochocystis bohemica** (Cambrium von Böhmen). Kopie nach BARRANDE, 12, Pl. 3. Fig. 3 Dorsal-Ansicht, Fig. 3a der Schwanz, vergrössert; Fig. 4 Ventral-Ansicht.

Fig. 5, 6, 7. **Placocystis balanoides** (Unter-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach WOODWARD. Fig. 5 Dorsal-Ansicht, Fig. 6 Ventral-Ansicht, Fig. 7 Lateral-Ansicht. Vergl. Text-Fig. 1, 2, pag. 40.

Fig. 8, 9. **Anomocystis cornuta** (Unter-Devon von Nord-Amerika). Kopie nach HALL, 19. Fig. 8 Dorsal-Ansicht, Fig. 9 Ventral-Ansicht.

Fig. 10, 11. **Atelocystis Forbesiana** (Ober-Silur von Dudley, England). Kopie nach WOODWARD (26). Fig. 10 Dorsal-Ansicht, Fig. 11 Ventral-Ansicht.

Fig. 12. **Atelocystis Gegenbauri** (Ober-Silur von Dudley, England). Nach einem Original-Exemplar. Dorsal-Seite. Der Schwanz ist nicht conservirt.

Fig. 13, 14. **Mitrocystis mitra** (Cambrium von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 4, I). Fig. 13 Dorsal-Ansicht, Fig. 14 Ventral-Ansicht, o Mund, a After.

Fig. 15, 16. **Pleurocystis filitexta** (Unter-Silur von Canada). Kopie nach BILLINGS (15, Pl. II). Fig. 15 Dorsal-Ansicht, Fig. 16 Ventral-Ansicht: o Mund, a After, g Gonoporus? h Hydroporus?

Fig. 17, 18. **Aristocystis bohemica** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 9, 10). Fig. 17 Ansicht von der rechten Seite, Fig. 18 Ansicht von der Oral-Seite.

Fig. 19, 20. **Deutocystis modesta** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 15). Fig. 19 Ansicht von der linken Seite, Fig. 20 Hydroporus (h) und Gonoporen (g)?

Fig. 21, 22. **Pirocystis pirum** (Ober-Cambrium von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 29). Fig. 21 Ansicht von der rechten Seite, Fig. 22 Ansicht von der Oral-Seite: o Mund, g Gonoporus, a After.

Fig. 23, 24. **Dendrocystis Sedgwickii** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 26). Fig. 23 Ansicht von der linken Seite, Fig. 24 Längsschnitt durch den Rüssel.

Fig. 25, 26. **Heliocystis tenuistriata** (Unter-Silur von Schweden). Kopie nach ANGELIN (13, Pl. 12). Fig. 25 Ansicht von der linken Seite, Fig. 26 Ansicht von der Oral-Seite: o Mund, g Gonoporus, a After.

Fig. 27. **Caryocystis testudinaria** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach LEOPOLD BUCH (11, Taf. I). Ansicht von der Ventral-Seite. o Mund, g Gonoporus, a After.

Fig. 28. **Holocystis alternata** (Ober-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (24, Pl. 12) Ansicht von der Ventral-Seite: o Mund, a After.

Tafel III.

Callocystida Fig. 1—26. — **Agelacystida** Fig. 27—37.

Fig. 1—3. **Staurocystis quadrifasciata** (Ober-Silur von England, Dudley). Kopie nach FORBES (14, Pl. 13). Fig. 1. Ansicht von hinten und links. Fig. 2. Ansicht von vorn und rechts. Fig. 3. Ansicht vom Mundfeld: o Mund, a After.

Fig. 4—9. **Apiocystis elegans** (Ober-Silur von Nord-Amerika, Lockport). Kopie nach HALL (19, Vol. II, Pl. 51). Fig. 4 Ansicht von der Bauchseite, Fig. 5 von der rechten Seite, Fig. 6 von der Rückenseite, Fig. 7 von der linken Seite, Fig. 8 Subvektiv-Kreuz des Mundes, mit den Deckblättchen-

Reihen. o Mund, a After, d rechte paranale Kamm-Raute, l linke paranale Kamm-Raute, f frontale Kamm-Raute. Fig. 9 Stück eines Subvektors; zur Insertions-Fläche jeder Pinnulette geht ein bogenförmiger Fiederast, der mit Deckplättchen bedeckt ist.

Fig. 10—13. **Sphaerocystis multifasciata** (Unter-Devon von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (19, Vol. III, Pl. 7A). Fig. 10 Ansicht von der rechten Seite, Fig. 11 von der Mund-Seite, Fig. 12 von der Basal-Seite, Fig. 13 das Anthodium, vergrössert. o Mund, a After, g Gonoporus (?), d rechte Kamm-Raute, l linke Kammraute, f frontale Kamm-Raute.

Fig. 14—17. **Lepadocrinus Gebhardi** (Unter-Devon von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (19, Vol. III, Pl. 7). Fig. 14 linke Seite der Theca, Fig. 15 Ventral-Seite, Fig. 16 rechte Seite, Fig. 17 Dorsal-Seite. o Mund, a After, d rechte Kamm-Raute, l linke Kamm-Raute, f frontale Kamm-Raute.

Fig. 18—20. **Callocystis multipora** (aus dem Unter-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach BILLINGS (15, Pl. III). Fig. 18 ventrale (anale) Seite, Fig. 19 dorsale (frontale) Seite, Fig. 20 Oral-Seite mit dem Anthodium.

Fig. 21, 22. **Callocystis Jewetti** (Ober-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (19, Vol. II, Pl. 50). Fig. 21 Seiten-Ansicht der Theca (von links). Fig. 22 das Anthodium. o Mund, a After, d rechte, l linke, f frontale Kamm-Raute.

Fig. 23, 24. **Anthocystis Halliana** (Ober-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (19, Vol. II, Pl. 50). Fig. 23 das Anthodium (Buchstaben wie in Fig. 22). Fig. 24 Stück eines Ambulacrums mit den Pinnuletten.

Fig. 25, 26. **Pseudocrinus bifasciatus** (Ober-Silur von England, Dudley). Kopie nach FORBES (14, Pl. 11). Fig. 25 Dorsal-Ansicht der linsenförmigen Theca; oben die rechte paranale, unten die frontale Kamm-Raute. Fig. 26 Ventral-Ansicht derselben; oben links der After, rechts die linke paranale Kamm-Raute.

Fig. 27, 28. **Hemicystis granulata** (Unter-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (24, Vol. 24, Pl. 6). Fig. 27 Ventral-Ansicht, Fig. 28 Lateral-Ansicht. a After.

Fig. 29. **Agelacrinus Dicksoni** (Unter-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach BILLINGS (15, Pl. 8).

Fig. 30. **Agelacystis hamiltonensis** (Unter-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (24, Vol. 24, Pl. 6). a After, z Gürtel der breiten Marginal-Tafeln.

Fig. 31—33. **Asteroblastus stellatus** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach FR. SCHMIDT (18, Tab. III). Fig. 31 Ventral-Ansicht, Fig. 32 Dorsal-Ansicht, Fig. 33 Lateral-Ansicht. b Basis.

Fig. 34. **Asterocystis tuberculata** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach FR. SCHMIDT (18, Tab. III). Peristom nebst einem Ambulacrum. o Mund.

Fig. 35, 36. **Edriocystis Bigsbyi** (Unter-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach BILLINGS (15, Pl. 8). Fig. 35 vertikaler Meridian-Schnitt durch die scheibenförmige Theca, oben der Mund (o), unten die schmale Insertion der centralen Basis (b), Fig. 36 ein Stück eines Ambulacrums, asterideenähnlich, mit vier Poren-Reihen (?).

Fig. 37. **Gomphocystis tenax** (Ober-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (24, Vol. 24, Pl. 12, 13). o Mund.

Tafel IV.

Ascocystida (Fig. 1—13). — **Glyptocystida** (Fig. 14—38).

Fig. 1—13. **Ascocystis drabowiensis** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 32, 33). Vergl. pag. 120, Fig. 18, 19.

Fig. 1. Eine junge Ascocystis, unten durch den Stiel befestigt, oben mit ausgebreitetem Brachiolen-Kranz.

Fig. 2. Untere, aborale Körperhälfte einer jungen Ascocystis, mit dem gegliederten Stiel.

Fig. 3. Eine freie, erwachsene Ascocystis, mit abgerundetem Hinter-Ende, ohne Stiel.

Fig. 4. Eine freie Ascocystis, ohne Stiel, an welcher die fünf perradialen Kanten des prismatischen Körpers spiralig um die Hauptaxe gedreht sind.

Fig. 5. Peristom-Feld von Ascocystis mit den fünf Arm-Büscheln.

Fig. 6. Peristom-Feld von Ascocystis mit den fünf interradialen birnförmigen Blasen und den fünf perradialen Ursprüngen der Arm-Büschel.

Fig. 7. Ein Peristom-Feld von Ascocystis, ähnlich dem vorigen; die unpaare Anal-Blase ist doppelt so gross als die vier paarigen (— Poli'sche Blase? —).

Fig. 8. Querschnitt durch die Theca von Ascocystis (mit fünf Kanten — nicht mit sechs, wie die irrthümliche Konstruktion von BARRANDE zeigt.) Vergl. pag. 121.

Fig. 9. Längsschnitt durch den Stiel von Ascocystis, vergrössert; der Abdruck zeigt deutlich die Grenzen der Glieder.

Fig. 10. Ein ähnlicher Längsschnitt durch den Stiel wie Fig. 9, vergrössert.

Fig. 11. Stück eines zweizeiligen Mundarms von Ascocystis, von aussen, vergrössert.

Fig. 12. Längsschnitt durch einen Mundarm, vergrössert.

Fig. 13. Eine Panzer-Platte (?) vom Ascocystis, mit achtstrahligem Rippen-Stern.

Fig. 14, 15. **Hemicosmites extraneus** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach EICHWALD (17, Tab. 32). Fig. 14 Seiten-Ansicht der Theca. a After, o Mund, b Brachiolen-Insertion. Fig. 15 Mundfeld (Kelchdecke), von oben, mit dem triradialen Anthodium.

Fig. 16, 17. **Hexalacystis verrucosa** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach EICHWALD (17, Tab. 32). Fig. 16 Seiten-Ansicht der Theca. b Brachiolen, c Stiel-Insertion. Fig. 17 Basal-Ansicht der Theca von unten mit den vier Basal-Platten und den sechs Platten der zweiten Zone.

Fig. 18, 19. **Enneacystis Buchiana** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach LEOPOLD BUCH (11, Taf. I). Fig. 18 Seiten-Ansicht der Theca. Fig. 19 Mundfeld (Kelchdecke) von oben. a After.

Fig. 20, 21. **Caryocrinus ornatus** (Ober-Silur von Nord-Amerika). Kopie nach HALL (19, Vol. II, Pl. 49). Fig. 20 Seiten-Ansicht der Theca. Fig. 21 Mundfeld (Kelchdecke) von oben gesehen. a After, b Insertions-Pfannen der Brachiolen.

Fig. 22—25. **Lichenocystis prisca** (Cambrium von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 1). Fig. 22 Seiten-Ansicht, Fig. 23 die Theca vergrössert, Fig. 24 Basal-Ansicht derselben, Fig. 25 schräge Ansicht der Oral-Fläche.

Fig. 26, 27. **Homocystis altera** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 28, I). Fig. 26 Ansicht von der linken Seite, Fig. 27 Ansicht von der ventralen Seite (a After?).

Fig. 28, 29. **Mimocystis bohemica** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 28, I). Fig. 28 Seiten-Ansicht, Fig. 29 eine einzelne Panzer-Platte.

Fig. 30. **Macrocystella Mariae** (Ober-Cambrium von England). Kopie nach CALLAWAY (vergl. oben pag. 149).

Fig. 31—34. **Echinocystis armata** (Ober-Silur von England, Dudley). Kopie nach FORBES (14, Pl. 18 19). Fig. 31 rechte Seite, Fig. 32 linke Seite, Fig. 33 Bauchseite, Fig. 34 Peristom.

Fig. 35. **Hemicosmites pyriformis** (Unter-Silur von Russland), Kopie nach JOHANNES MÜLLER (25, Taf. 6, Fig. 4). Das triradiale Anthodium.

Fig. 36—38. **Glyptocystis pennigera** (Unter-Silur von Russland). Kopie nach EICHWALD und F. SCHMIDT (17, 18). Fig. 36 Seiten-Ansicht, Fig. 37 Oral-Ansicht, Fig. 38 Hydrophora palmata (Anthodium subtegminale). Kopie nach BARRANDE (12). (Vergl. pag. 92—94).

Fig. 39, 40. **Palmacystis palmata** (Unter-Silur von Böhmen). Kopie nach BARRANDE (12, Pl. 14). Fig. 39 eine einzelne Panzer-Platte, Fig. 40 Hydrophora palmata. (Vergl. pag. 92—94.)

Tafel V.

Eocystida.

Diese Tafel soll die hypothetischen Struktur-Verhältnisse der Eocystiden erläutern, welche ich als die gemeinsame Stammgruppe aller Echinodermen betrachte (vergl. pag. 12 und 30). Aus den oben erörterten Gründen nehme ich an, dass die Organisation dieser ältesten Sternthiere einerseits mit der realen Pentactula-Stufe der lebenden Echinodermen im Wesentlichen übereinstimmte, andererseits mit dem Körperbau der übrigen Amphorideen, welche uns durch fossile Skelet-Reste bekannt sind. Die Eocystiden besassen aber noch kein zusammenhängendes, der Versteinerung fähiges Tafel-Skelet, sondern nur ein lockeres primitives Stückel-Skelet, gleich den Holothurien. Wir sind daher bei der hypothetischen Rekonstruktion ihres weichen Körpers und ihrer Ontogenese auf die bekannten Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie der heutigen Sternthiere, vor Allen der Holothurien angewiesen.

Die Buchstaben bedeuten in allen Figuren dasselbe: a After. b Basis (Insertions-Stelle). c Coelom. d Dünndarm (Hinterdarm). e Exoderm (Epidermis). f Fussdrüse (Klebdrüse, vielleicht ursprünglich der rechte Hydroporus?). g Gonaden. h Hydrocircus. i Entoderm. k Klappen-Pyramide des Afters. l Muskeln. m Magen (Mitteldarm). n Nephridia (Hydrocoel). o Mund (Osculum). p Schlund (Pharynx, Stomadaeum). r Mesenterium. s Steinkanal (Hydroductus). t Tentakel-Kanal. u Nerv. v Flimmerschnur (Vibrissa). w Hydroporus (Wasserloch, Madreporit). x Gonoductus (Geschlechtsgang). z Geschlechtsöffnung (Gonoporus).

Fig. 1. **Cytula der Amphorideen.** Die „befruchtete Eizelle“ oder „erste Furchungskugel“, (Stammzelle), von derselben primitiven Gestalt, wie bei den meisten übrigen Echinodermen.

Fig. 2. **Blastula der Amphorideen.** Der primitive Keim von Gestalt einer Hohlkugel, deren Wand aus einer einfachen Schicht von gleichartigen Geisselzellen besteht (Keimhaut, *Blastoderma*) (— wie noch bei vielen heutigen palingenetischen Echinodermen —).

Fig. 3. **Gastrula der Amphorideen.** Der zweiblättrige Keim, entstanden durch inkomplete Invagination der Blastula; zwischen den beiden primären Keimblättern (Entoderm, i, und Exoderm, e) ist die Gallertmasse ausgeschieden, welche nachher durch Einwanderung einzelner Entoderm-Zellen zum Mesenchym wird (m). a Urmund (*Prostoma, Blastoporus*). d Urdarm (*Progaster, Archenteron*).

Fig. 4. **Scaphularia,** von der linken Seite; die kahnförmige *Dipleurula*-Larve der Amphorideen, aus der Gastrula entstanden durch Differenzirung der konvexen, dorsalen und konkaven ventralen Fläche, sowie Neubildung des Mundes (o) und Dreigliederung des Darms: p Schlund, m Magen, d Dünndarm.

Fig. 5. **Scaphularia,** von der Bauchseite, nach Ausstülpung der beiden primären Coelom-Taschen; diese beginnen sich durch eine Transversal-Striktur in ein vorderes Hydrocoel (n) und ein hinteres Enterocoel (c) zu theilen. v Wimperschnur. Uebrige Buchstaben wie in Fig. 4.

Fig. 6. **Scaphularia** im Querschnitt, um die Anheftung des Darms durch das dorsale Mesenterium (r) zu zeigen, sowie die symmetrische Lage der beiden Coelom-Taschen, von denen ein inneres (dem Darm anliegendes) Stück zu den Gonaden wird (g).

Fig. 7. **Pentactula,** die typische pentaradiale Larve, welche nach Semon's Pentactaea-Theorie bei allen fünfstrahligen Echinodermen während der Astrogenese aus der Dipleurula entsteht. Oral-Ansicht.

Fig. 8. **Chelyosoma macleayanum** (in Dorsal-Ansicht), eine gepanzerte Ascidie, welche sowohl mit manchen Amphorideen (*Orocystida*) als mit einigen gepanzerten Holothurien (*Psolida*) grosse Aehnlichkeit hat. (Vergl. Fig. 19, S. 120). Wie bei diesen ist sowohl der Mund (o) als der After (a) durch einer „Klappen-Pyramide“ geschlossen. Die acht polygonalen Tafeln des Rücken-Panzers sind durch bewegliche Nähte verbunden, und diese werden senkrecht gekreuzt durch Bündel von parallelen, kurzen und dünnen Muskelfasern. Die Tafeln erscheinen durch dieselben „wie zusammengenäht“, sehr ähnlich den „Poren-Rauten“ vieler Amphorideen, Cystoideen und Crinoideen. (Kopie nach Nicolas Wagner, Die Wirbellosen des weissen Meeres, 1885, pag. 152, Taf. 18, Fig. 19, 20).

Fig. 9. **Noteus quadricornis**, von der Rückenseite. Dieses bekannte *Rotatorium* erinnert an primitive Amphorideen (— besonders Anomocystiden! —) durch die polygonale Täfelung des bilateralen Rücken-Panzers und den gegliederten Schwanz (= Stiel). Das dreilappige Räder-Organ (mit unpaarem Frontal-Lappen und paarigen lateralen Wimper-Lappen) erinnert an die drei Tentakeln der trinemalen Amphorideen (*Arachnocystis*, Taf. I, Fig. 1; *Eocystis*, Taf. V, Fig. 11). Vergl. FRANZ LEYDIG, Räderthiere, in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI, 1855, pag. 53, Taf. IV, Fig. 41.

Fig. 10. **Amphoraea dinema**, pag. 31. Hypothetische Stammform der Eocystida, von der linken Seite gesehen. Die äussere Körperform ist der ähnlichen Helminthen-Form *Rabdopleura* entnommen. (Vergl. hierzu RAY-LANKESTER in Quarterly Journ. Micr. Soc. 1884, Vol. 24). In den Schwanz der bilateralen *Amphoraea*, welcher zeitweilig zur Anheftung diente, ist eine „Klebdrüse" eingezeichnet (ursprünglich das rechte Hydrocoel?). Der Hydrocoel-Ring (h) ist dorsal noch nicht geschlossen.

Fig. 11. **Eocystis trinema**, pag. 31. Stammform der trinemalen Amphorideen (von der linken Seite). Zu den beiden lateralen Tentakeln der dipleuren *Amphoraea* (Fig. 10) ist ein dritter unpaarer Mundfühler hinzugetreten; dieser „Frontal-Tentakel" entspricht dem ähnlichen Stirnlappen einiger Rotatorien (Noteus, Fig. 9).

Fig. 12. **Pentactaea pentanema**, pag. 32. Stammform der pentanemalen Amphorideen (von der Ventral-Seite). Diese fünfstrahlige Eocystide lässt sich von der dreistrahligen *Eocystis* (Fig. 11) durch Ausbildung von zwei neuen (pectoralen) Mundfühlern ableiten; diese sind entweder durch Gabelung der beiden primären lateralen entstanden (wie bei *Echinosphaera*), oder durch Einschaltung von ein Paar neuen Tentakeln zwischen letztere und den unpaaren Frontal-Tentakel. Die äussere Körperform der hypothetischen Pentactaea ist der ähnlichen *Stephanoceros Eichhornii* entnommen (Vergl. FRANZ LEYDIG, Räderthiere, in Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. VI, 1855, pag. 5, Taf. I, Fig. 1—5). Nicht nur der fünfarmige Fühler-Kranz und der aborale Schwanz (= Stiel) kann sich bei *Pentactaea* sehr ähnlich wie bei *Stephanoceros* verhalten haben, sondern auch der dreitheilige Darm mit seinen beiden Oeffnungen. Das „eigenthümliche Organ", welches LEYDIG (l. c. pag. 11) „unmittelbar über dem Vormagen" beschrieben hat und welches „durch einen deutlichen Gang" nach aussen mündet, könnte an das Rudiment eines Hydrocoel erinnern.

Fig. 13. **Decamphora loxosoma**, Ansicht von der linken Seite, pag. 33. Pentactaeide mit zehn Mundarmen. Die äussere Körperform ist dem zehnarmigen *Loxosoma singulare* entnommen. (Vergl. W. KEFERSTEIN in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 12, 1863, pag. 131, Taf. XI, Fig. 29; sowie ferner E. RAY-LANKESTER in Encyclopaedia Britannica, Polyzoa, pag. 169, Fig. 16). Der dicke Fuss oder Stiel ist durch das Sekret einer Fussdrüse angeheftet (dem Rest des rechten Hydrocoel analog?).

Fig. 14. **Protamphora pentadeca**, Ansicht von der Dorsal-Seite, pag. 33. Pentactaeide mit 15 Tentakeln. An der Basis jedes der 5 Primär-Tentakeln sind ein paar sekundäre hervorgesprosst. Die äussere Körperform ist dem Stadium der Antedon-Larve entnommen, welches ebenfalls 15 Mundfühler trägt (Pentadecal-Stadium). Vergl. WYVILLE THOMSON, Embryogeny of Antedon, in Philosoph. Transact. 1865, Pl. 27, Fig. 2.

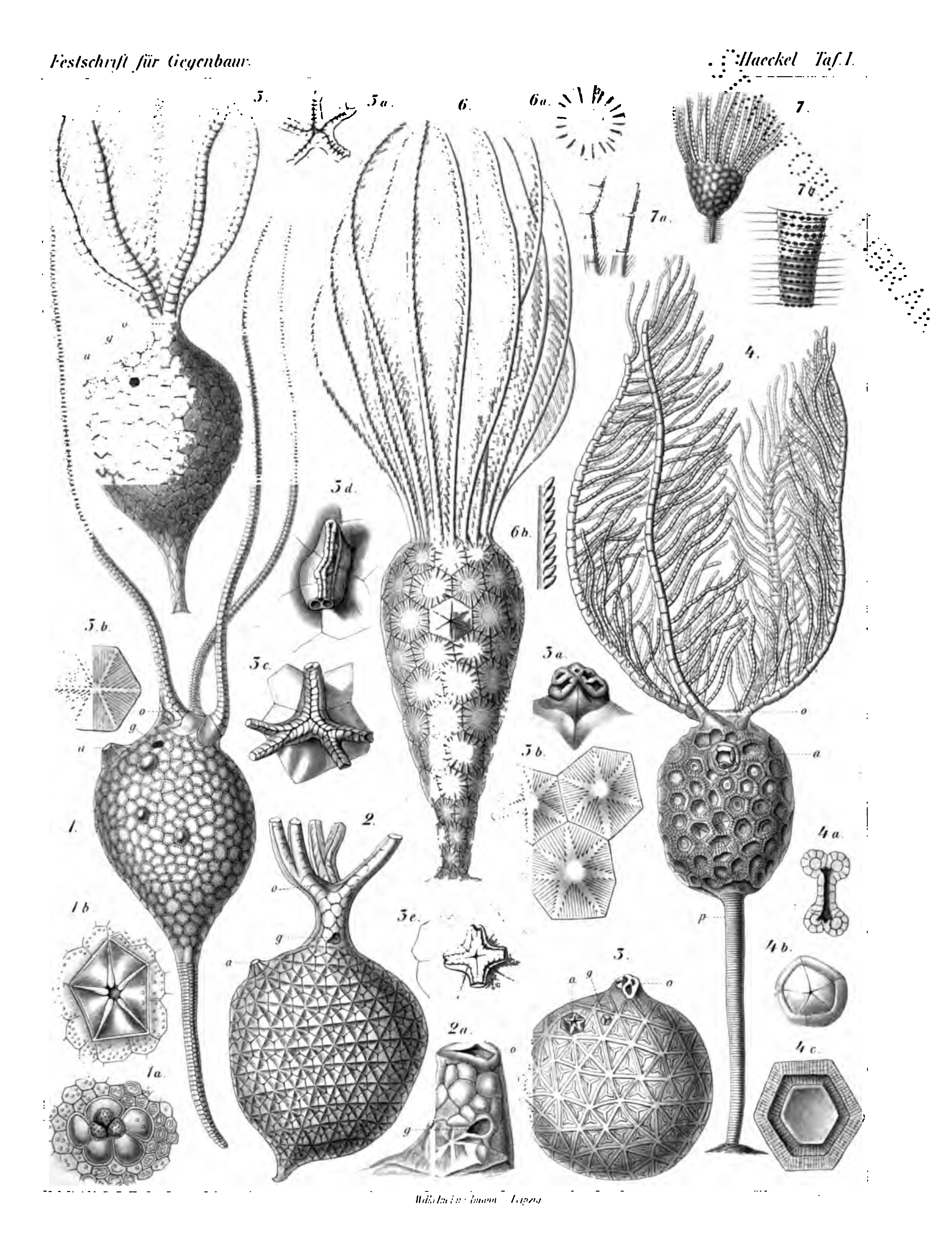
Fig. 15. **Palamphora pentapalma**, pag. 33. Ansicht von der Dorsal-Seite. Diese Eocystide bleibt auf dem wichtigen Pentapalmar-Stadium stehen, mit 25 Mündfühlern. (Vergl. *Proteocystis*, pag. 97, Fig. 10, und *Glyptocystis*, pag. 151, Fig. 25.)

Register.

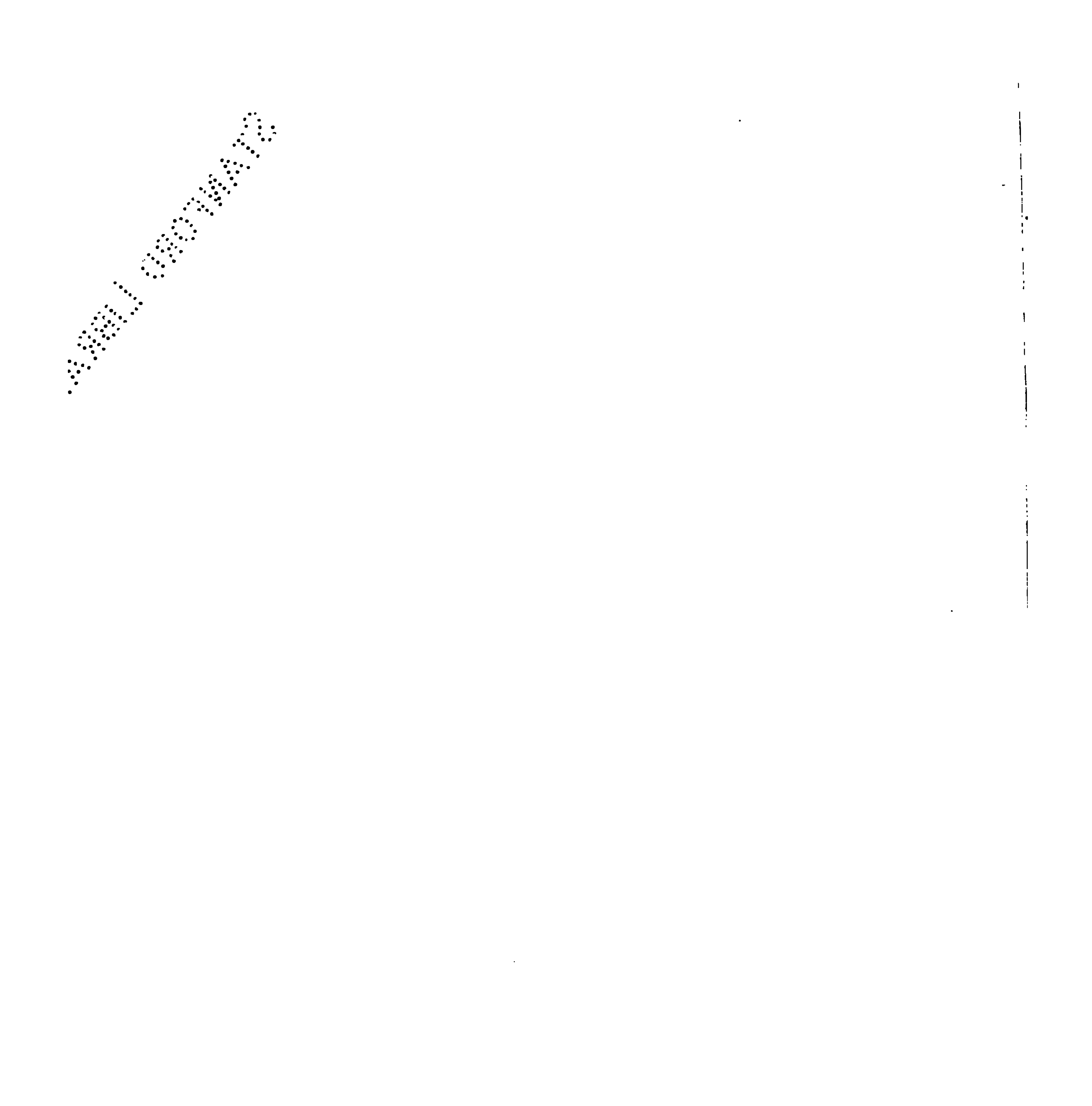
Namen der Familien und Gattungen.

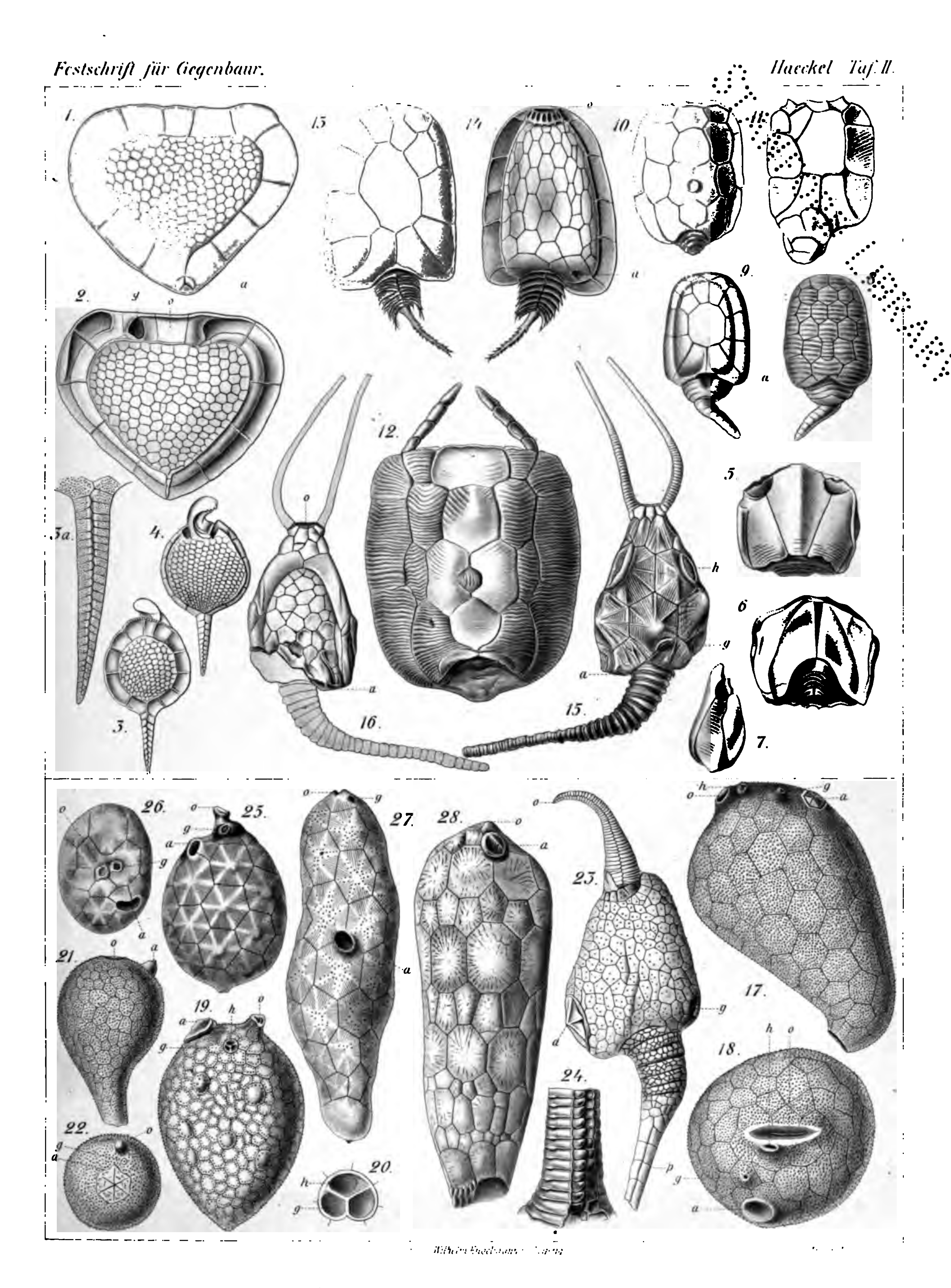
NB. Die obsoleten Namen sind *cursiv* gedruckt, die gültigen Namen des Systems gesperrt, die Familien-Namen **fett**.

Inhalts-Uebersicht.

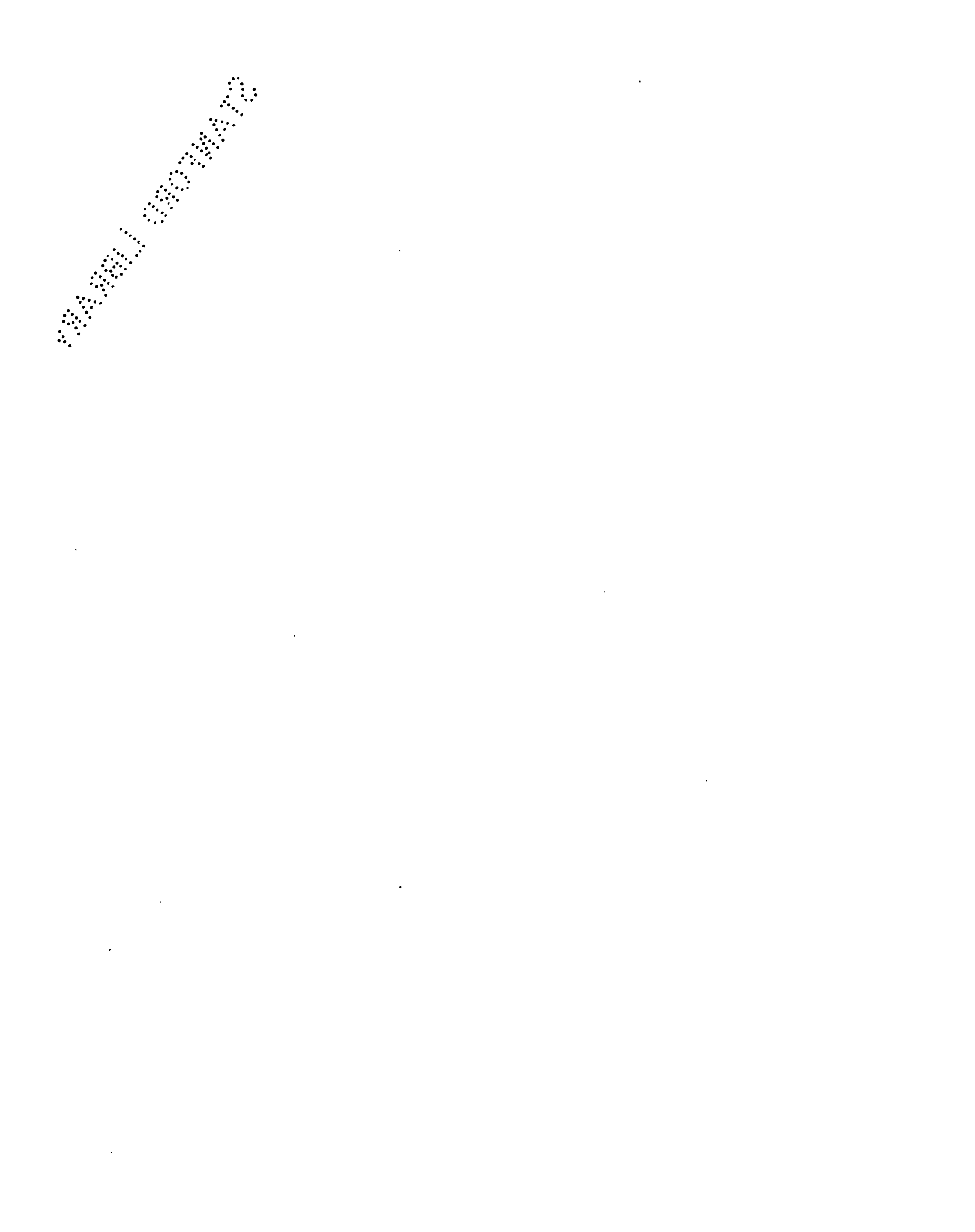


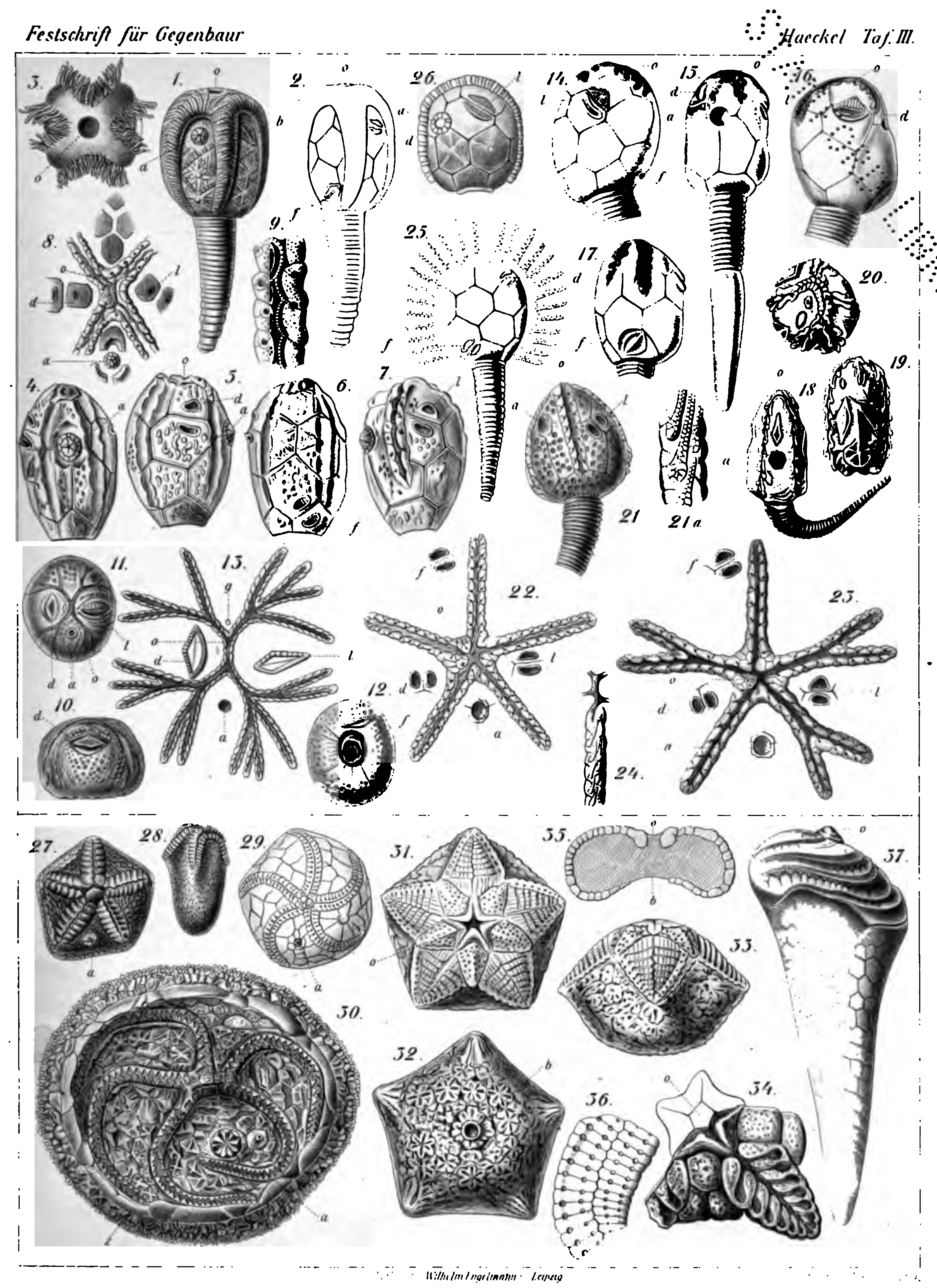
Palaeocystida.





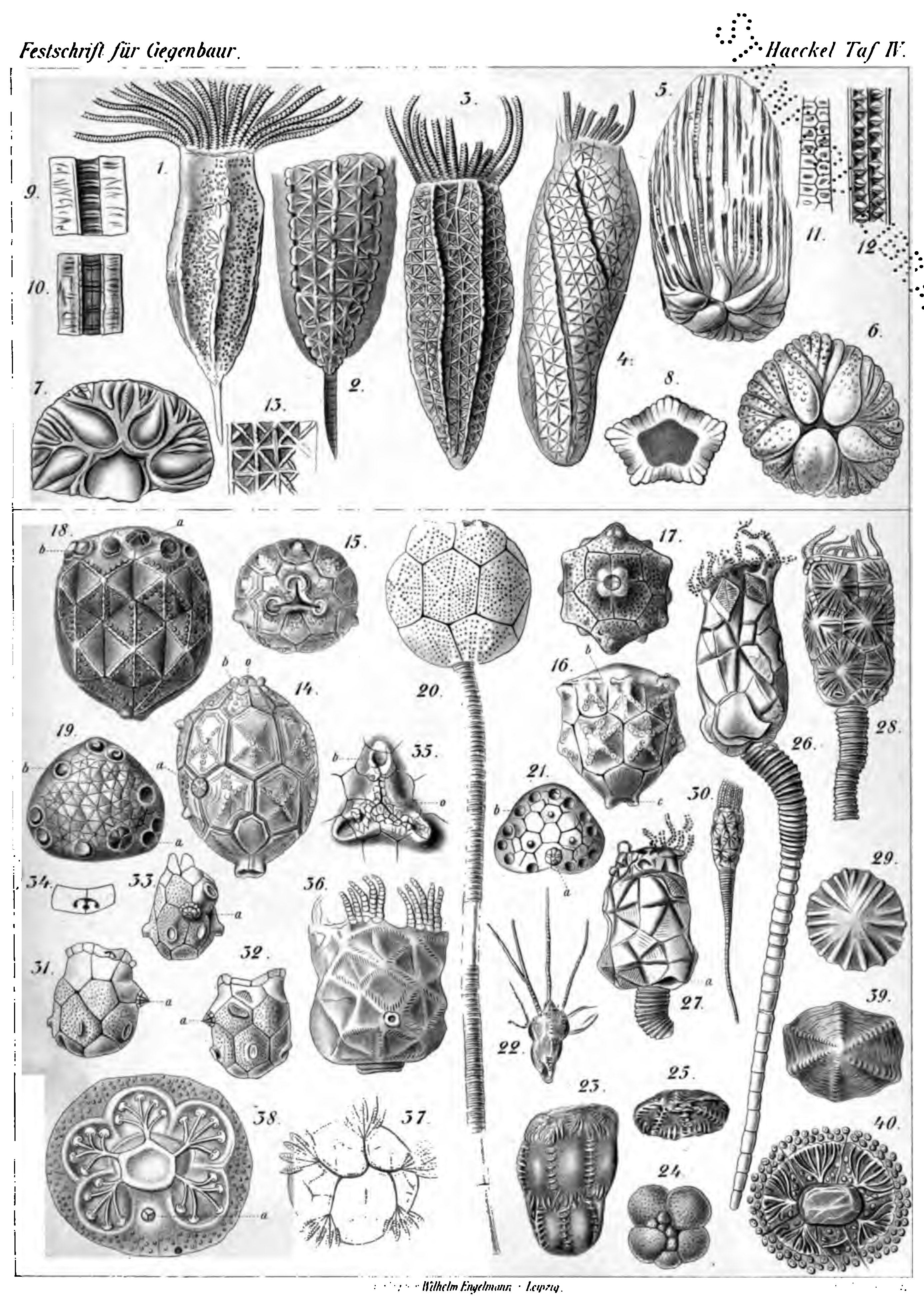
1-16 Anomocystida. 17-28 Aristocystida.





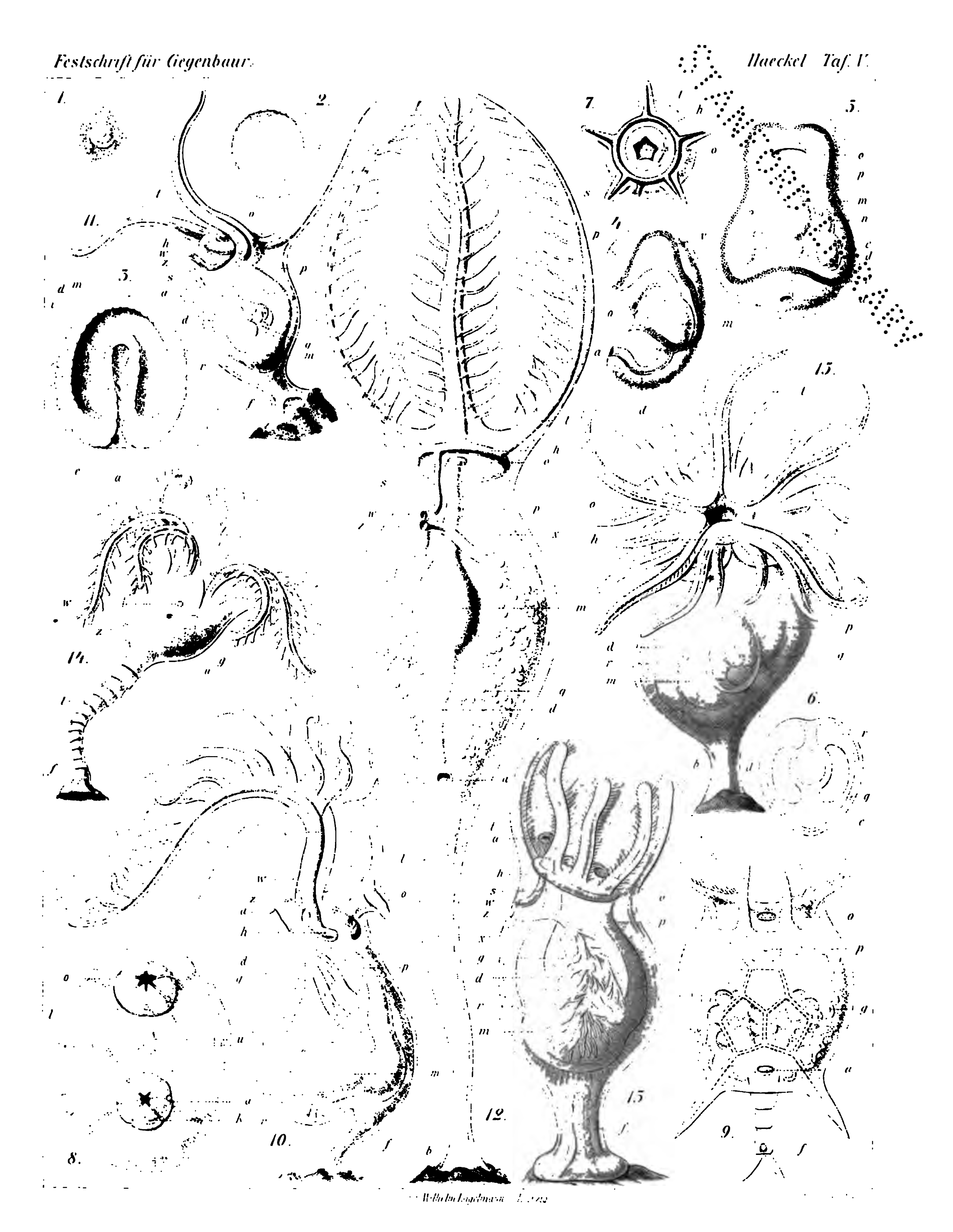
Wilhelm Engelmann · Leipzig

1-26 Callocystida. 27-37 Agelacystida.



1-13 Ascocystida. 14-38 Glyptocystida.





Eocystida.

DIE
VENTRALE RUMPFMUSKULATUR EINIGER REPTILIEN

EINE VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG

VON

DR. F. MAURER

A. O. PROFESSOR UND PROSEKTOR DER ANATOMISCHEN ANSTALT IN HEIDELBERG.

MIT TAFEL I—IV.

EINLEITUNG.

Nachdem ich mich in früheren Arbeiten mit dem Aufbau und der Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei urodelen und anuren Amphibien beschäftigt habe und eine Vergleichung mit den Zuständen bei Fischen vornehmen konnte, erwuchs daraus naturgemäss der Wunsch, später auch diesen Muskelkomplex bei amnioten Wirbelthieren einer genaueren Untersuchung zu unterziehen und die Befunde nach den bei niederen Formen gewonnenen Gesichtspunkten zu beurtheilen.

Die erste Anregung, mich unter Anderem auch mit dem Studium der Muskulatur bei Amphibien eingehend zu beschäftigen, wurde mir durch Herrn Geheimerath Gegenbaur zu Theil, und ich ergreife mit Freuden die Gelegenheit, das, was sich des Weiteren aus dieser Arbeit aufbaute, meinem hochverehrten Lehrer und Chef als ein kleines Zeichen meiner Dankbarkeit und Verehrung an dieser Stelle zu widmen.

Bei Urodelen konnten wir zwei Muskelgruppen unterscheiden, welche sich vergleichend-anatomisch ebenso wie entwickelungsgeschichtlich scharf von einander sondern liessen. Diese Gruppen habe ich als primäre und sekundäre Bauchmuskeln bezeichnet. Die primäre, bei allen Urodelenlarven zuerst auftretend, ist der ventralen Rumpfmuskulatur der Selachier und Teleostier vergleichbar, behält auch bei Perennibranchiaten und Derotremen die grösste Bedeutung und konnte demnach als die für das Wasserleben geeignete und durch dasselbe ausgebildete Bauchmuskulatur aufgefasst werden. Von dieser aus entwickelt sich die sekundär in der Ontogenese auftretende zweite Muskelgruppe, welche während des Larvenlebens der Caducibranchiaten, sowie bei Perennibranchiaten und Derotremen zeitlebens nur eine schwache Ausbildung erfährt. Bei Caducibranchiaten gelangt diese zweite Gruppe nach der Metamorphose zu mächtiger Entfaltung, wogegen die primäre Muskulatur eine Rückbildung in verschiedenem Maasse erfährt, ohne indessen bei Urodelen ganz zu verschwinden. In Folge dieser Thatsachen konnte die sekundäre Muskelgruppe als die für das Landleben geeignete und durch dasselbe ausgebildete Bauchmuskulatur gedeutet werden. Für diese Auffassung boten die Verhältnisse, wie sie bei Anuren bestehen, eine werthvolle Bestätigung. Hier kommt die primäre Muskelgruppe bei den Larven, deren Rumpf eine sehr geringe Beweglichkeit besitzt, nur sehr unvollkommen zur Ausbildung. Der bewegliche Schwanz stellt bei diesen

Formen das eigentliche Lokomotionsorgan dar. Erst kurz vor der Metamorphose kommt zugleich mit der Ausbildung der Extremitäten eine Muskelgruppe zur Entwickelung, welche sich nur mit der sekundären Muskelgruppe der Urodelen vergleichen lässt und erst nach der Metamorphose, wenn die Thiere ein Leben auf dem Lande führen, sich stärker entfaltet. Ich konnte auch nachweisen, dass diese Ausbildung bei Anuren so typisch geworden ist, dass, wenn durch die Lebensweise komplizirtere Verhältnisse der Bauchmuskulatur erforderlich wurden, solche nicht durch Entfaltung von etwa der primären Urodelenmuskulatur vergleichbaren Muskeln zu Stande kam, sondern durch grössere Flächen-Ausbreitung des Pectoralis und Latissimus dorsi geboten wurde. In extremen Verhältnissen zeigte sich dies bei Ceratophrys, wo die beiden letztgenannten Muskeln sehr schwach ausgebildet waren, und bei Dactylethra, wo sie sich schwanzwärts bis zum Becken hin ausgedehnt haben und die ganze Seitenfläche des Rumpfes bedecken.

Die Beurtheilung, welche die fertigen Zustände bei allen Urodelenformen nach ihrer Vergleichung erfahren mussten, erhielt in den Thatsachen der Ontogenese eine vollkommene Bestätigung, sodass hier die Entwickelungsgeschichte und die vergleichende Anatomie sich völlig deckende Resultate darbieten.

Aus den Befunden bei Amphibien lassen sich nun Fragen aufstellen, welche genau präcisirt sein müssen, ehe man die Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse bei Reptilien beginnt, weil diese Fragen für die Wahl der Untersuchungsobjekte, sowie für den Gang der Untersuchung maassgebend sein müssen.

Wenn wir, wie bei Amphibien, zuerst die Zustände ausgewachsener Reptilien untersuchen wollen, so geschieht es von dem Gesichtspunkte aus, dass die Muskulatur beim erwachsenen Thiere in hohem Maasse anpassungsfähig ist und in ihrer speziellen Differenzirung nur im fertigen Zustande richtig beurtheilt werden kann. Vom erwachsenen Thiere werden im Leben neue Zustände den Bedürfnissen entsprechend erworben. Der vergleichend-anatomischen Untersuchung ist also hier unbedingt die grösste Bedeutung zuzuschreiben. Die ontogenetischen Vorgänge sind in zweiter Linie zu untersuchen. Sie sind hier mit grösserer Vorsicht zu verwerthen, weil schon durch die meroblastische Entwickelungsweise dieser Formen alle Vorgänge caenogenetisch verändert sind. Dies muss nothwendig auch beim Muskelsystem gerade die ventrale Rumpfmuskulatur in den frühen Stadien beeinflussen. Dazu kommt, dass bei Reptilien nicht mehr wie bei Amphibien die postembryonale Entwickelung durch ein Larvenleben komplizirt ist. Hierdurch wird eine Unterscheidung von primärer und sekundärer Muskulatur nicht mehr zu erwarten sein.

Bei Reptilien bereitet sich bekanntlich die Sonderung der Leibeshöhle in eine Brust- und Bauchhöhle vor und ist an den äusseren Wandungen bei vielen Formen schon durch die Rückbildung der Rippen im Bereich der Abdominalregion ausgeprägt. Bei Amphibien bestehen an der ganzen Rumpfwirbelsäule nur rudimentäre Rippen, es ist aber die gesammte Rumpfmuskulatur in ihrem primitiven Zustande hier durchgehends genau den Körpermetameren entsprechend segmentirt. Bei Reptilien nun findet man eine regelmässig segmentirte Muskulatur nur in den Körperregionen, welche lang

ausgebildete Rippen besitzen, während in der Abdominalregion, wenn Rippen rudimentär geworden sind, die Bauchmuskulatur die regelmässige Segmentirung verloren hat. In solchen Verhältnissen kann ich keine primitiven Befunde erblicken, welche eine sichere Vergleichung mit den Zuständen bei Amphibien gestatten. Es handelt sich also darum, in erster Linie Reptilienformen zu untersuchen, bei welchen die Rippen im ganzen Rumpfabschnitt der Wirbelsäule ausgebildet sind. Diese werden voraussichtlich einerseits ihre Befunde an der ventralen Rumpfmuskulatur mit Amphibienzuständen vergleichen lassen, andrerseits sind von solchen Formen aus die Verhältnisse bei jenen Reptilien leichter ableitbar, welche einen mit rudimentären Rippen versehenen Lumbaltheil der Wirbelsäule besitzen.

Ich wähle darum zum Ausgangspunkt der Untersuchung und als Objekt, welches die Grundlage zur Vergleichung bieten soll, Hatteria, welche vor anderen Formen auch das voraus hat, dass die Verhältnisse der Muskulatur noch wenig genau bekannt sind. Die Fragen, welche eine genaue Erörterung finden sollen, sind folgende:

1. Wie viele Schichten lassen sich in der seitlichen Rumpfwand der Reptilien unterscheiden?

   Die Grundlage soll Hatteria bilden, und im Anschluss daran sollen die entsprechenden Zustände anderer Reptilien genau festgestellt werden.

2. Wie verhält sich der Rectus von Hatteria und der anderen Formen?

3. Wie verlaufen die ventralen Aeste der Spinalnerven zwischen den Bauchmuskeln?

4. Wie ist die Beziehung der Muskeln zu den Rippen, und wie verhalten sich die letzteren zu den intermuskulären Septen?

   An diese die Verhältnisse bei Reptilien betreffenden Fragen schliessen sich die Fragen, ob und in welcher Weise die hier sich bietenden Zustände von den Befunden bei Urodelen ableitbar sind:

5. Ist die gesammte Muskulatur der Urodelen, primäre und sekundäre bei Reptilien vorhanden, oder ist die primäre Muskulatur verschwunden, wie schon bei Anuren, und bildet die sekundäre Amphibienmuskulatur allein den Boden, aus welchem die komplizirten Zustände der Reptilien sich herausgebildet haben?

Daraus erwächst die Aufgabe, zunächst von verschiedenen Reptilienformen eine genaue Schilderung des thatsächlichen Befundes zu geben, damit man ein nothwendiges Vergleichungsmaterial habe. Daran schliesst sich die Vergleichung und Beurtheilung der Befunde.

Die nachstehende Abhandlung zerfällt demnach in verschiedene Abschnitte: I. die Schilderung der Befunde, II. die Vergleichung und Beurtheilung der Befunde bei verschiedenen Reptilien und III. die Vergleichung mit den Zuständen bei Amphibien an der Hand der in früheren Veröffentlichungen niedergelegten Resultate.

Ich beschränke mich hier auf eine Schilderung und Vergleichung der ausgebildeten Zustände. Die Entwickelungsgeschichte der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien soll an anderem Orte eine selbstständige Behandlung finden.

Bevor ich zur Beschreibung meiner eigenen Befunde übergehe, sollen die bis jetzt in der Litteratur vorliegenden Angaben über die hier zu behandelnde Muskelgruppe kurz besprochen werden; ich verweise zugleich auf das, was ich hierüber schon in früheren Publikationen ausgeführt habe.

Litteraturbesprechung.

Die ventrale Rumpfmuskulatur der Reptilien ist schon vielfach untersucht und beschrieben worden, es ist aber unmöglich die hierbei gewonnenen Resultate und Auffassungen in Kurzem übersichtlich zu schildern, denn ebenso wie die Beschreibung des Thatsächlichen bei den Autoren durchaus verschieden ist, so ist auch die Beurtheilung der Muskulatur im Speziellen nach so verschiedenen Gesichtspunkten vorgenommen worden, dass eine logische Besprechung der Litteraturangaben schlechterdings unmöglich ist. Die vollkommenste Unklarheit besteht hinsichtlich der Ableitung der Reptilienzustände von denen niederer Wirbelthiere, speziell der Amphibien, aus dem einfachen Grunde, weil eben die thatsächlichen Befunde bei Urodelen nur sehr ungenau bekannt waren.

Die Rumpfmuskulatur hat man bald beurtheilt nach ihrer Anordnung zum Skelet und den spinalen Nerven (epaxoniche, hypaxoniche, episkeletale, hyposkeletale Muskulatur) bald nach ihrer Genese (Skeletmuskulatur und viscerale Muskulatur), doch sind dabei niemals entwickelungsgeschichtliche Studien gemacht worden, welche diese Eintheilung gerechtfertigt hätten.

Die Eintheilung, welche Joh. Müller gegeben hatte, war lange Zeit maassgebend. Es wurde dadurch jedenfalls eine den damaligen Kenntnissen entsprechende und dieselben rationell verwerthende Eintheilung geschaffen, die allerdings den heutigen Anschauungen nicht mehr genügt, wodurch ihr grosser historischer Werth aber nicht beeinträchtigt wird.

Ausser Joh. Müller sind vor allem zu nennen Meckel, Rathke, Stannius, Owen, Humphrey, Huxley, Mivart, ferner Götte und Schneider, welche sehr werthvolle Untersuchungen über das Muskelsystem der Wirbelthiere veröffentlicht haben. In den letzten Jahren ist über die ventrale Rumpfmuskulatur der Reptilien speziell eine Arbeit von Gadow erschienen.

Meckel beschreibt in seinem grundlegenden Werke die Bauchmuskeln der Saurier, wobei er ganz richtig angiebt, dass dieselben bei Chamaeleo am einfachsten und schwächsten entwickelt sind. Die Namen der seitlichen Bauchmuskeln, wie

sie MECKEL schildert, stimmen zwar nicht mit unsern heutigen Bezeichnungen der Muskeln überein, aber die Schichten sind doch vollkommen richtig beschrieben. Den Obliquus ext. superficialis lässt MECKEL sich an den äusseren Rand des Rectus anheften, während dies thatsächlich der Obliquus ext. profundus thut. Da MECKEL die Muskulatur der Saurier im Allgemeinen schildert, geht er nicht auf die Verschiedenheiten der verwandten Formen genauer ein, doch sind es gerade diese Mannigfaltigkeiten bei nahe stehenden Arten, welche uns die Beziehungen nicht nur der Muskeln dieser Gruppe, sondern auch zu den Muskeln der Amphibien klar machen. MECKEL beschreibt auch ganz richtig den bei Krokodilen bestehenden, unter dem Bauchfell gelegenen Muskel mit längs verlaufenden Fasern, den er als Zwerchfell deutet und auch bei Gecko andeutungsweise findet.

Die Eintheilung, welche JOH. MÜLLER den ventralen Rumpfmuskeln der Wirbelthiere giebt, ist bekannt. Er unterscheidet die Seitenrumpfmuskeln, die Interkostalmuskeln und die Seitenbauchmuskeln. Diese drei Systeme lassen sich nicht aufeinander reduziren, beschränken sich gegenseitig und sind selten alle zusammen bei einem Thier an der ganzen Länge des Rumpfes ausgebildet. Wir wissen jetzt, dass der Muskelkomplex, welchen MÜLLER als Seitenrumpfmuskeln bezeichnet, nicht nur die dorsale Rumpfmuskulatur darstellt, sondern auch in ihrem ventralen Theil, der bei Fischen die einzige Bauchmuskulatur bildet, die Elemente enthält, aus welchen die Interkostal- und Seitenbauchmuskeln der Urodelen sich bilden, sodass also die drei Systeme sich nicht ausschliessen, sondern sich aus einander differenziren.

Hinsichtlich der Reptilien macht JOH. MÜLLER, wenn er auch nicht einzelne Formen genau schildert, doch einige Angaben, die höchst bemerkenswerth sind. Er sagt, dass die Seitenbauchmuskeln bei Reptilien über Thorakal- und Abdominalregion sich erstrecken, giebt die zwei Obliqui externi der Saurier an und sagt von Lacerta teguixin, dass der Obliquus internus und transversus die ganze innere Seitenfläche der Brustwand bekleiden. Bei Krokodil und Gecko soll nur der Transversus dies thun. Ferner giebt MÜLLER an, dass bei Sauriern der Obliquus ext. an der Aussenfläche, der Obliquus internus und transversus an der Innenfläche der Interkostalmuskeln und Rippen liege.

STANNIUS hebt bei seiner Besprechung der Bauchmuskeln der Reptilien hervor, dass sie nicht auf die Bauchgegend beschränkt sind, sondern sich meistens auch auf die Brustgegend erstrecken und zwar bezieht er dies offenbar nicht nur auf Salamandrinen (Amphibien und Reptilien werden hier noch unter der letzteren Bezeichnung zusammengefasst), sondern auch auf die Saurier.

Vom Rectus macht STANNIUS die sehr bemerkenswerthe Angabe, dass er bei schlangenähnlichen Sauriern und Schlangen sich als Interkostalmuskel erhält, indem seine geraden Fasern von Rippenknorpel zu Rippenknorpel verlaufen. Bei Sauriern sind sonst Inscriptiones tendineae vorhanden, beim Krokodil sind ihm die Bauchrippen eingelagert. Da STANNIUS die Verhältnisse nur im Allgemeinen schildert, ist auf das genauere Verhalten der Schichten nicht eingegangen. Bei Sauriern werden nur drei Bauchmuskelschichten angeführt, von welchen die oberflächlichste Fascikel

an die Haut abgiebt. Bei Krokodilen giebt Stannius einen Pyramidalis und ein Zwerchfell an, ebenso wie Meckel.

Owen schildert die Verhältnisse der uns hier beschäftigenden Reptilien nicht. Er bespricht Fische, Amphibien und Säugethiere. Von Reptilien bildet er genau die Verhältnisse bei Schlangen ab, auf die ich hier nicht eingehen will.

Mivart schildert die ventrale Rumpfmuskulatur von Iguana tuberculata. Aus seiner Beschreibung geht hervor, dass hier die gleiche Schichtung wie bei Hatteria und Lacerta besteht. Der Obliquus internus wird aus drei Schichten bestehend geschildert, die dritte, tiefste ist der Intercostalis internus longus. Obliquus internus und transversus sind über Brust- und Abdominaltheil der Rumpfwand ausgebreitet.

Intercostales ext. und interni beschränken sich nach Mivart auf die Brustregion, demnach hat Iguana keinen doppelten Obliquus internus in der Abdominalregion, wie ich es bei Lacerta finde. Die Retrahentes costarum bildet Mivart genau ab, sie verhalten sich ebenso wie dieser Muskel, den ich als Intercostalis internus dorsalis longus bezeichnet habe bei Hatteria, Lacerta und Cyclodus. Der Rectus wird als einheitlicher Muskel, von der Symphyse bis zur letzten Sternalrippe verlaufend, geschildert. Ueber seinen lateralen Rand sendet der Obliquus ext. seine Fasern, die sich in Sehnen auf die ventrale Fläche des Muskels fortsetzen. Ein Pyramidalis wird ebenso geschildert, wie ich ihn bei Hatteria beschreibe.

Die für die Verhältnisse bei Fischen und Amphibien werthvollen Untersuchungen von Humphrey über das Muskelsystem der Wirbelthiere behandeln die Verhältnisse der Reptilien nicht so, dass die Angaben hier benutzt werden könnten. Die kurze Schilderung von Uromastix spinipes sagt nichts Genaueres über die komplizirte Schichtung der seitlichen Bauchmuskeln aus.

Huxley macht keine speziellen Angaben über die ventrale Rumpfmuskulatur der Reptilien. Seine allgemeine Eintheilung der Rumpfmuskulatur der Wirbelthiere ist bekannt. Er sondert sie nach ihrer Beziehung zum Skelet und den Spinalnervenstämmen, in episkeletale und hyposkeletale Muskeln. Jene stammen sämmtlich vom Urwirbel ab, während die hyposkeletalen Muskeln hinsichtlich ihrer Entwickelung unbekannt sind.

Von ventralen Rumpfmuskeln gehören zur episkeletalen Gruppe der Rectus, der Obliquus externus abdominis, die Intercostales externi am Thorax, ausserdem der Subclavius, die Scaleni und der Sternocleidomastoideus.

Zu den hyposkeletalen Muskeln zählt Huxley den Obliquus internus, die Intercostales interni, welche jenen auf die Brust fortsetzen, den Transversus und Triangularis sterni.

Dieser Vergleichung liegen die nur ungenau bekannten Zustände der niederen Wirbelthiere zu Grunde, welche mit den wohlbekannten Verhältnissen der Säugethiere verglichen werden. Wir werden sehen, dass die Beziehungen zwischen den Interkostalmuskeln und Obliquus ext. und int. bei Reptilien viel zu komplizirter Art sind, um solche Eintheilung zu gestatten.

Auch ist genetisch die von HUXLEY als hyposkeletale Muskeln zusammengefasste Gruppe nicht von den episkeletalen Muskeln zu trennen, da, wie ich bei Urodelen nachweisen konnte, der Transversus vom Obliquus internus aus gebildet wird, und dass er ebenso wie jener vom Muskelblatt des Urwirbels abzuleiten ist. Dass auch der Nervenverlauf kein konstanter ist, habe ich bei Urodelen genau beschrieben und abgebildet.

GEGENBAUR schildert die Bauchmuskulatur der Amnioten so, dass ventral am Thorakaltheil des Rumpfes die Interkostalmuskeln charakteristisch sind, welche am Lumbaltheil unter Rückbildung der Rippen zur Bildung gleichmässiger Muskelplatten führen. Letztere werden als Obliquus externus und internus unterschieden. Der Transversus wird als von den Amphibien her übernommen betrachtet. Er fehlt bei Schlangen.

Der subperitoneale Muskel der Krokodile, der von MECKEL, STANNIUS u. A. als Vorläufer des Zwerchfells der Säugethiere gedeutet wurde, wird als von diesem ganz verschieden geschildert. Der Rectus hat durch seine metamere Gliederung am meisten den primitiven Charakter der Seitenrumpfmuskulatur bewahrt.

Auch ich muss gerade den Interkostalmuskeln der Reptilien die grösste Bedeutung zuschreiben, da ich in ihnen das Homologon der primären ventralen Rumpfmuskulatur der Amphibien sehe. Freilich beschränken sich die Obliqui als gleichmässige Muskellagen nicht auf die Lumbalregion, sondern gehören der ganzen Rumpfwand, Thorakal- und Abdominalregion an.

SCHNEIDER giebt in seinen allgemein gehaltenen Schilderungen der Rumpfmuskulatur der Saurier keine genaue Schilderung der Schichten, die hier ausgebildet sind. Bekanntlich unterscheidet SCHNEIDER parietale und viscerale Muskeln. Die parietalen entwickeln sich aus den Urwirbeln, die visceralen aus den Parietalplatten. Während die ersteren nur quergestreifte Muskulatur bilden, gehen aus den Parietalplatten sowohl die glatte Darmmuskulatur hervor als auch quergestreifte Muskulatur, besonders die Muskulatur des Visceralskeletes, der Mylo-hyoideus und besonders der uns interessirende Transversus, der in einen Transversus dorsalis und ventralis zerfällt. Gerade bei der Schilderung der Sauriermuskeln berücksichtigt auffallender Weise SCHNEIDER diese Eintheilung nicht. Nur bei Krokodilinen sieht man, dass er die beiden Transversi als viscerale Muskeln auffasst; und er rechnet zu diesen auch den schon von MECKEL geschilderten subperitonealen Muskel, den er, wie MECKEL als Zwerchfell deutet.

Vom Rectus macht SCHNEIDER bemerkenswerthe Angaben. Er unterscheidet einen lateralen und medialen Rectus, die getrennt sind durch eine Linie, in welcher zu der dorsalen Fläche des Muskels die Intercostales scalares treten. Seitlich vom Rectus lateralis sendet der Pectoralis major einen unsegmentirten Muskelstreifen bis zum Becken. Der Rectus selbst ist segmentirt und zwar im Brustabschnitt entsprechend den Rippen, am Lendenabschnitt sind weniger Inskriptionen als Lendenrippen bestehen. Bei Chamaeleo wird der Rectus ebenso, wie schon MECKEL angab, als sehr schwach ausgebildet beschrieben.

Die Angaben, welche Schneider hinsichtlich des Faserverlaufs des Obliquus externus macht, dahin gehend, dass er gleichgerichtet mit denjenigen des Obliquus internus sei, kann ich nur für ein Versehen halten, denn später beschreibt er die beiden Muskeln hinsichtlich des Faserverlaufs ganz richtig. In verschiedenen Punkten sind die Angaben Schneider's ungenau: erstens beschreibt er nicht zwei Obliqui externi und zweitens kennt er keinen über Brust und Lendentheil sich erstreckenden Obliquus internus. Letzterer ist vielmehr nur am Lendentheil ausgebildet und stellt einen durch Rückbildung der Rippen einheitlich gewordenen Muskelbauch dar. Ebenso ist die Beschreibung der Intercostales longi, die er als Serrati bezeichnet, nicht richtig. Auch das Verhalten des Rectus lateralis kann ich mit meinen Befunden nicht in Einklang bringen. Er steht nach meinen Beobachtungen an Cyclodus und Lacerta nicht mit dem Pectoralis in Verbindung, sondern überlagert dessen ventrale Fläche bis zum Hals hin. Er steht in innigster Beziehung zum Integument. Das vordere Ende dieses Muskels ist nirgends richtig beschrieben worden, auch nicht in der letzten Arbeit von Gadow. Die Beziehungen des Rectus zum Integument schildert Schneider vollkommen so, wie ich sie auch jetzt wieder beobachtet habe.

Gadow hat eine Arbeit über die ventrale Rumpfmuskulatur der Reptilien veröffentlicht und mehr Formen untersucht, als es mir seither möglich war. Seine thatsächlichen Angaben decken sich mit den meinigen in den meisten Punkten, mit Ausnahme des Obliquus internus, von welchem Gadow nicht die zwei Lagen angiebt, welche z. B. bei Lacerta bestehen. Mit der Beurtheilung der Bauchmuskeln, wie sie Gadow giebt, kann ich nicht einverstanden sein. Er unterscheidet die Seitenrumpfmuskulatur und das System des Rectus auch hinsichtlich ihrer Genese. Die ersteren grenzen nach Gadow an die Rückenmuskulatur und sind die seitlichen Bauchmuskeln: die Obliqui, Intercostales, Retrahentes costarum und der Tranversus. Sie werden von den ventralen Aesten der Spinalnerven versorgt (die Angabe von Gadow, Morphol. Jahrb. Bd. VII, pag. 84, dass sie von den dorsalen Aesten versorgt würden, ist wohl nur ein Druckfehler, da Gadow sonst immer die ventralen Aeste angiebt).

Das System des Rectus fasst Gadow als viscerale Muskulatur auf. Worauf er dies gründet, ist mir aus seinen Angaben nicht ersichtlich und ich kann dem nicht beistimmen. Die Vergleichung, welche Gadow mit den Bauchmuskeln der Fische und Amphibien giebt, ist desshalb nicht brauchbar, weil Gadow die Verhältnisse bei Urodelen nicht gekannt hat.

Giebt doch Gadow an (Morphol. Jahrb. Bd. VII, pag. 85), dass bei Salamandra „die Richtung der Muskelfasern noch indifferent sei, indem sie näher der Wirbelsäule nahezu longitudinal sei und erst allmählich lateralwärts einen mehr und mehr schrägen von dorsal- und kopfwärts nach ventral- und schwanzwärts absteigenden Verlauf zeige. Eine Sonderung in Schichten, etwa eine Scheidung in externi und interni mit sich kreuzender Faserrichtung ist in diesem Stadium noch nicht vorhanden“. Bekanntlich hat nun aber Salamandra als Larve vier Muskelschichten, die

beim erwachsenen auf drei reduzirt werden, und ebenso sind bei Knochenfischen schon zwei Schichten der Bauchmuskulatur vorhanden, die einen Obliquus externus und internus mit gekreuztem Faserverlauf darstellen.

Die diesbezüglichen Angaben und Vergleichungen GADOW's sind demnach für uns nicht verwendbar.

In Betreff des Verhaltens der Seitenrumpfmuskulatur bei Reptilien stimme ich dagegen in den meisten Punkten mit GADOW überein, und es ist speziell das Verhalten des Quadratus lumbarum in der Art, wie er sich aus den Interkostal-Muskeln herausbildet, sowie sein Verhältniss zum Transversus von GADOW so geschildert, dass ich dem nichts Neues hinzufügen kann.

Hinsichtlich der Auffassung des Rectus als visceraler Muskel stimme ich, wie gesagt, mit GADOW nicht überein. GADOW unterscheidet einen Rectus ventralis, internus und lateralis. Den letzteren giebt GADOW als mit dem Pectoralis öfter innig verwachsen an. Ich finde ihn stets auf der ventralen Oberfläche des Pectoralis, diesem lose aufgelagert verlaufend und im Integument endigend.

GADOW vergleicht ihn dem von OWEN bei Salamandra als hyo-pubius bezeichneten Muskel. Der letztere ist der von mir als Rectus profundus der Urodelen geschilderte Muskel. Es kann gar keine Rede davon sein, dass dieser tief gelegene Muskel dem ganz oberflächlich angeordneten Rectus lateralis der Reptilien homolog ist. Seine Beziehungen zu den übrigen Bauchmuskeln sind auch völlig verschiedene, abgesehen von seiner ganz anderen Lage. Auf weitere spezielle Angaben GADOW's komme ich später zrutück.

Aus diesen Litteraturangaben geht hervor, dass seither das Verhalten der ventralen Rumpfmuskulatur zu sehr im Allgemeinen untersucht wurde, und es besteht für jetzt die Aufgabe von verschiedenen Reptilienformen eine möglichst genaue Schilderung des Thatbestandes zu geben, so wie es von MIVART für Iguana tuberculata geschehen ist. Erst nach genauer Beschreibung des Befundes soll eine Vergleichung vorgenommen werden.

Befunde.

Hatteria: Von Hatteria stand mir ein Exemplar von 32,5 cm Gesammtlänge zur Verfügung. Das Rumpfskelet zeigt die bekannten Verhältnisse. Das vorliegende Thier besass, wenn ich die erste mit der Sternalplatte sich verbindende Rippe als die erste bezeichne, 15 Rippen. Von diesen treten die drei vordersten Paare seitlich mit dem Brustbein in Verbindung, die folgenden erreichen nahe der ventralen Mittellinie die Bauchrippen, mit welchen sie sich fest verbinden. Alle Rippen lassen einen knöchernen und knorpeligen Theil unterscheiden. Der knorpelige Theil setzt den geschwungen bogenförmigen Verlauf der knöchernen Rippe ventralwärts noch eine kurze Strecke weit fort, um dann spitzwinkelig umbiegend nach vorn, median- und ventralwärts zu verlaufen und an der Verbindungsstelle mit den Bauchrippen zu endigen. Jede Rippe besitzt drei breite, platte, schaufelartige, knorpelige Fortsätze:

zunächst einen Processus uncinatus, welcher etwa in der Mitte der Länge des knöchernen Abschnittes der Rippe von deren hinterem Rande entspringt und, schräg dorsal- und schwanzwärts verlaufend, mit seinem verbreiterten Ende auf der folgenden knöchernen Rippe aufliegt. Ferner sitzt jedem Rippenknorpel ventral von der Abknickung zuerst ein schräg dorsal- und schwanzwärts verlaufender, und ferner näher dem ventralen Ende der Rippe ein gerade nach vorn verlaufender knorpeliger Fortsatz an, der immer in breiter Platte endigt und der dahinter, resp. davor folgenden Rippe ventral aufgelagert ist.

Das Thier besitzt hinter der Sternalplatte 22 Bauchrippenpaare, welche fest mit den Schuppen des Integuments verwachsen sind. Jede Rippe ist längs der Grenzlinie zweier Schuppenreihen angeordnet und verläuft lateralwärts schräg nach hinten, sodass sie mit der anderseitigen nach hinten divergirt. Alle Bauchrippen beginnen lateral frei in der Bauchwand. Die Verbindungslinie ihrer lateralen Anfänge grenzt eine seitliche Bauch- und eine Ventralfläche des Thieres ab. In der ventralen Mittellinie stehen die beiderseitigen Bauchrippen unter einander in Verbindung. Jede einzelne Bauchrippe besteht aus zwei fest mit einander verbundenen Stücken, einem lateralen und einem medialen.

Das ventrale Ende des vierten wahren Rippenpaares steht mit der ersten Bauchrippe in Verbindung. Das des folgenden Rippenpaares mit der dritten Bauchrippe u. s. f. in bekannter Weise. Es bestehen 22 Bauchrippen im Bereich von elf wahren Rippen.

Die wahren Rippen sowie die Bauchrippen bilden die knöcherne Grundlage der seitlichen und ventralen Rumpfwand. Da sie diesen gesammten Rumpfabschnitt bis zur ventralen Mittellinie umgreifen, so ist von aussen an der Rumpfwand ein Thorakal- und Abdominaltheil nicht unterscheidbar, denn die Beziehung der drei vordersten Rippenpaare zum Sternum wird an den hinteren Rippen durch den Anschluss an die Bauchrippen ersetzt.

Das ganze Rippensystem ist nun der ventralen Rumpfmuskulatur eingelagert und bietet für sie zum Theil Urpsrungs- und Insertionspunkte.

Da die Rippen am ganzen Rumpfabschnitt ausgebildet sind, nur nach hinten, entsprechend der Verjüngung des Rumpfs kürzer werden, bestehen auch für die Muskulatur in ähnlicher Weise durchweg gleichartige Verhältnisse. Bei urodelen Amphibien, bestand dies in ähnlicher Weise, nur mit dem wesentlichen Unterschied, dass bei diesen fibröse Intermuskularsepten ausgebildet sind, welche die gesammte Bauchmuskulatur durchsetzen, während bei Hatteria Rippen bestehen, durch welche nur ein Theil der Bauchmuskulatur in Metamere zerlegt wird; die meisten seitlichen Bauchmuskeln bilden gleichmässig unsegmentirte Schichten.

Betrachten wir nun im Folgenden den Aufbau der ventralen Rumpfmuskulatur, so schicke ich voraus, dass dieselbe schichtenreicher erscheint als bei urodelen Amphibien, wir werden aber sehen, dass die Zustände sich doch von den Befunden jener Formen ableiten lassen. Ich gebe in den Figg. 1—6 (Taf. I und II) sechs Abbildungen, welche eine Ansicht der seitlichen Rumpfwand zeigen, wie sie sich darstellt, wenn man Schicht für Schicht vorsichtig abträgt.

M obliq. ext. superficialis.

Fig. 1 zeigt den oberflächlichsten Muskel. Wenn man das Integument vorsichtig abpräparirt, so findet man an der dorsalen Körperhälfte darunter eine derbe aponeurotische Fascie, welche die dorsalen Rumpfmuskeln deckt. An der seitlichen Bauchwand fehlt diese Fascie. An der ventralen Bauchwand kostet es Mühe, das Integument rein abzupräpariren, weil die Bauchrippen fest mit ihm verwachsen sind. Zwischen diesen Rippen legt man dann eine sehr derbe Aponeurose bloss, welche mit dem oberflächlichsten seitlichen Bauchmuskel in Beziehung steht. Der letztere stellt den Musculus obliquus externus superficialis dar. Dieser Muskel beginnt an der ersten wahren Rippe, welche mit dem Sternum sich ventral verbindet, und erstreckt sich nach hinten bis zur letzten Rippe vor dem Becken. Der Muskel entspringt ausschliesslich an den Processus uncinati sämmtlicher Rippen in Zacken. Die Fasern verlaufen alle parallel von dorsal- und kopfwärts nach ventral- und schwanzwärts, also im Sinne der Fasern des Obliquus abdominis externus der Amphibien, sowie der Säugethiere. Alle Fasern erreichen das laterale freie Ende der Bauchrippen, um hier über diese Enden weg sofort in die genannte derbe Aponeurose überzugehen, welche zwischen den Bauchrippen ausgebildet ist. Die Fasern dieser Aponeurose verlaufen alle genau parallel der Queraxe des Körpers, wie das auch auf Fig. 1 angedeutet ist. Wenn man die Lederhaut hier sehr sorgfältig allein ablöst, so erkennt man auch, dass viele der Aponeurosenfasern über die ventrale Fläche der Bauchrippen weg verlaufen. Die Fasern der letzten, gerade vor dem Becken gelegenen Zacke nehmen ihren Ansatz am Processus lateralis des Beckens. Es ergiebt sich aus dieser Schilderung und der Fig. 1, dass diese oberflächlichste seitliche Muskellage ein segmentales Verhalten nur durch den Zackenursprung erkennen lässt. Der Muskelbauch selbst ist eine gleichmässige, nicht segmentirte Platte, welche genau übereinstimmt mit dem Musculus obliquus externus superficialis, wie ich ihn bei Tritonen geschildert und abgebildet habe.

Wenn man diesen Muskel bei Hatteria ablösen will, ohne die darunter liegende Schicht mitzunehmen, so hat man dies an seinem vorderen Ende ventral zu beginnen und von da nach hinten immer von der ventralen Insertionslinie aus dorsalwärts vorzugehen. Diese Art der Ablösung ist nothwendig, weil man sonst die zweite Lage leicht mit der oberflächlichsten entfernt. Zwischen beide Lagen ist von vorn her an ihrem ventralen Ende der Pectoralis major nach hinten vorgeschoben. Auf Fig. 1 ist dieser Muskel gezeichnet, auf Fig. 2 ist seine Ausdehnung durch eine Punktlinie angegeben.

Löst man die oberflächlichste Muskellage in der angeführten Weise ab, so erhält man das auf Fig. 2 dargestellte Bild als zweite Muskellage:

Musc obliquus externus profundus.

Diese Lage ist nur durch eine zarte Bindegewebsschicht von der oberflächlichsten Schicht getrennt und stimmt in Ursprung und Ausdehnung über die Rumpfseitenfläche mit jener überein. Nur nach vorne erstreckt diese Muskelplatte sich um ein Metamer weiter kopfwärts, insofern noch eine Zacke von der kurzen Rippe entspringt, welche vor der ersten Sternalrippe liegt und dem letzten Halswirbel zugehört.

An dem Winkel der ersten Sternalrippe inserirt ein breiter, zum hinteren Rande der Scapula aufsteigender Muskel. Hinsichtlich der Insertion verhält sich der auf Fig. 2 dargestellte platte Bauchmuskel verschieden von dem oberflächlichsten Muskel, insofern er in kontinuirlichem Zusammenhange mit dem an sein ventrales Ende angrenzenden Rectus superficialis in festem Zusammenhange steht. Obgleich der Faserverlauf dieser beiden Muskeln ein ganz verschiedener ist, verflechten sich die Fasern des seitlichen Muskels doch ganz innig mit den Rectusfasern, sodass jener nicht in eine Aponeurose übergeht. Beide Muskeln besitzen auch die gleiche Dicke. Auch dieser seitliche Bauchmuskel ist eine gleichmässige Muskelplatte, welche ein segmentales Verhalten nur in ihrem Ursprung erkennen lässt. Der Muskel entspringt ebenfalls nur an den Processus uncinati der Rippen, nicht an den Rippen selbst. Nur die vorderste Zacke kommt von der früher genannten letzten Halsrippe, und die zweite Zacke kommt vom hinteren Rande der ersten Sternalrippe, von deren Processus uncinatus an, und erstreckt sich um den Winkel dieser Rippe herum noch eine Strecke weit auf deren ventralen Schenkel. Die Insertion dieser ersten Zacken findet auch an den ventralen Schenkeln der beiden ersten Sternalrippen statt, wie dies Fig. 2 zeigt. Diese seitliche Muskelplatte stellt den Obliquus externus profundus dar.

Musc. rectus.

Der ventralwärts an diesen Muskel grenzende Musculus Rectus erstreckt sich als breite, die ganze ventrale Rumpffläche einnehmende Muskelplatte vom Becken bis zum hinteren Sternalende. Er hält genau den Flächenraum ein, welchen die Bauchrippen einnehmen. Letztere sind in diesen Muskel eingelagert und machen ihn zu einem reichlich segmentirten Muskel; von seinen Segmenten kommen immer zwei auf ein Körpermyomer. Diese Segmentirung durchgreift aber nicht den ganzen Muskel, sondern beschränkt sich auf seine oberflächlichen Faserlagen. Die tieferen Fasermassen verlaufen über die dorsale Fläche der Bauchrippen fort und zeigen eine unregelmässige Segmentirung. Man kann darum die ganze Muskelplatte in eine oberflächliche Portion (Rectus superficialis) und eine tiefe Portion (Rectus profundus) sondern. Der oberflächliche umfasst die Fasern, welche zu den Bauchrippen in Beziehung stehen. Man darf aber nicht vergessen, dass der gesammte Muskelbauch doch ein einheitlicher ist, und dass man eine künstliche Trennung macht, wenn man die Bauchrippen mit den oberflächlichen Rectusfasern abträgt. Der Rectus stellt eine Muskelplatte dar, die etwa doppelt so dick ist wie die Bauchrippen. Da die wahren Rippen mit ihren ventralen Enden den Bauchrippen verbunden sind, so ergiebt sich, dass ein Theil der tieferen Rectus-Fasern zu den ventralen Enden der wahren Rippen in Beziehung treten muss. Diese verlaufen dann immer von einer zur folgenden wahren Rippe und sind darum genau der Körpermetamerie entsprechend segmentirt. Durch diese Fasern steht der Rectus mit den ventralen Interkostalmuskeln in Verbindung, speziell mit dem Intercostalis internus. Ich hebe noch besonders hervor, dass der Rectus nach vorn sich über die Dorsalfläche der Sternalplatte in andere Muskeln fortsetzt, auf die ich später eingehe.

Musc. obliquus externus.

Des Musc. obliquus externus profundus lässt sich leicht ablösen, ohne dass man den darunter gelegenen Muskel verletzt. Zwischen beiden ist eine zarte, aber

von zahlreichen Lymphspalten durchsetzte Bindegewebsschicht ausgebildet. Nach Wegnahme dieses Muskels und des Rectus, sowie nach Exartikulation der vorderen Extremität im Schultergelenk tritt das Bild, wie es auf Fig. 3 dargestellt ist, zu Tage. Man erkennt nun die aus der dorsalen Rumpfmuskelmasse hervortretenden wahren Rippen in ihrem ganzen Verlauf. Die drei vordersten treten zur Sternalplatte, die ventralen Enden der folgenden setzen sich an die Bauchrippen an, indem sie immer eine überspringen. Die ventralen Enden der Bauchrippen sind auf Fig. 3 noch dargestellt. Es ist hier nun eine äusserst komplizirte Muskellage blossgelegt, die ich im Allgemeinen bezeichne als Intercostalis externus. Die Muskeln, welche dem Bereiche der dorsalen Rippenschenkel angehören, zeigen alle den für diesen Muskel charakteristischen Faserverlauf von dorsal und kopfwärts nach ventral und schwanzwärts. Sie stellen aber keine einheitliche Muskelplatte dar, sondern lassen zwei unvollkommen getrennte Schichten unterscheiden. Die am weitesten dorsal gelegenen Fasern zeigen dies schon. Die oberflächlichen derselben entspringen zum Theil von den Processus uncinati der Rippen und über deren freies Ende hinaus von der Fascia dorsalis. Die tieferen Fasern setzen sich kontinuirlich aus der dorsalen Rumpfmuskelmasse fort und entspringen am hinteren Rande der Rippen. Alle diese Fasern inseriren immer an der vorderen Kante der nächst folgenden Rippe, bilden also alle einen genau der Körpermetamerie entsprechend segmentirten Muskel. Von den oberflächlicheren Fasern, welche ihren Ursprung über die freien Enden der Processus uncinati hinaus auf die Fascia dorsalis ausdehnen, hebe ich als sehr bedeutungsvoll hervor, dass solche Muskelportionen nur an der ersten bis fünften, sowie an der siebenten bis zehnten Rippe ausgebildet sind. An der sechsten Rippe fehlt diese Portion, ebenso an der 11—13. Rippe. Die tiefere Portion dieser Muskelplatte stellt einen Intercostalis externus dar, der sich als solcher auch bis zum Winkel der Rippe ganz gleichmässig fortsetzt. Wie nun auf diesem Muskel dorsal jene von den Processus uncinati und darüber hinaus von der dorsalen Fascie entspringende oberflächliche Portion aufgelagert ist, so sehen wir ventralwärts dem Intercostalis externus aufgelagert Muskelportionen, welche von der hinteren Kante der Rippen nahe bei der Ansatzstelle des Processus uncinatus entspringen und über die nächste Rippe weg verlaufen, um an der vorderen Kante der übernächsten Rippe zu inseriren. Solche auch als Intercostalis externus longus bezeichnete Faserlagen bilden den oberflächlichen Theil des Intercostalis externus. Ich habe auf Fig. 3 bei i. e. eine Portion des letzteren abgetragen, um den von ihm bedeckten Intercostalis externus brevis deutlich hervortreten zu lassen. Letzterer kommt übrigens an allen Metameren ventral unter dem Intercostalis longus zum Vorschein und erstreckt sich bis zum Rippenwinkel. An den drei letzten Rippen vor dem Becken ist der Intercostalis longus nicht mehr ausgebildet.

Ich betone noch, dass alle die verschiedenen Portionen dieses Muskels nicht so scharf gesondert sind, dass man sie als besondere Muskeln auffassen könnte, vielmehr hängen sie allenthalben durch vermittelnde Fasern zusammen, sodass man darin nur ein in Differenzirung begriffenes Muskelstratum erblicken darf, wie sich

das auch aus der Abbildung (Taf. I, Fig. 3), die genau nach dem Objekte dargestellt ist, deutlich ergiebt.

Ventral von den Rippenwinkeln schliesst sich, von den den dorsalen Rippenschenkeln zugehörigen Muskeln in verschiedenem Maasse getrennt, ein Muskelsystem an, welches aus gerade verlaufenden Fasern besteht, die von Rippe zu Rippe verlaufen. Dieses Fasersystem ist komplizirt durch die zwei schaufelartigen Fortsätze, welche jede Rippe besitzt. Ein Theil der Fasern ist an diesen Fortsätzen festgeheftet, und man kann dann verschiedene Bündel unterscheiden, die von Rippe zu Fortsatz der nächsten Rippe oder von Fortsatz zu Fortsatz verlaufen. Wie dies ganze Muskelsystem an den Rippenwinkeln entsteht, so endigt es am ventralen Ende der wahren Rippen und steht hier, wie früher angeführt, mit dem Rectus superficialis in loser Verbindung. Nach vorn setzt sich das genannte Fasersystem, in zwei Portionen gesondert, zum Schultergürtel fort, wo jede Portion mit schlanker Endsehne inserirt. Man kann die beiden Portionen als ventrale und dorsale unterscheiden. Die ventrale ist die stärkere und inserirt, nachdem sie von der Sternalplatte entspringende Fasern aufgenommen hat, an der Innenfläche des Coracoid. Die dorsale Portion, sehr schmächtig, inserirt an einem sehnigen platten Strang, welcher von der vorletzten Halsrippe zum Coracoid verläuft und durch diese Muskelinsertion so nach hinten gezogen wird, dass es einen nach vorn offenen spitzen Winkel bildet.

Wenn ich diese Muskellage, welche auf Fig. 3 dargestellt ist, und den gesammten Intercostalis externus darstellt, vorsichtig abtrage, so muss ich mit diesem Muskel auch die ihm theilweise zum Ursprung dienenden Processus uncinati der Rippen wegnehmen. Dann tritt eine Muskelschicht zu Tage, welche einen Theil vom System des Intercostalis internus bildet, dessen übriger Theil erst in der folgenden Schicht erscheint. Fig. 4 zeigt die oberflächliche Schicht des Intercostalis internus, welche gleichmässig über den ganzen Rumpf ausgebildet ist. Da er seine Fasern alle von einer zur folgenden Rippe verlaufen lässt, ist er völlig übereinstimmend mit der Körpermetamerie durchweg segmentirt. Sein vorderstes Segment liegt im Interkostalraum zwischen den beiden ersten zur Sternalplatte tretenden Rippen. In jedem Segment beginnt der Ursprung der Fasern in der Höhe des Processus uncinatus der knöchernen Rippe und die Fasern verlaufen schräg von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts und verhalten sich in dieser Weise bis zum Rippenwinkel. In der Nähe des letzteren nehmen sie allmählich einen geraden Verlauf an und setzen sich, besonders an den hinteren Segmenten kontinuirlich in gerade verlaufende Fasern zwischen den ventralen Rippenschenkeln und deren Fortsätzen fort. Diese Fasern hängen kontinuirlich zusammen mit den bei der vorigen Schicht des Intercostalis externus geschilderten Faserbündeln und bilden mit diesen einen Intercostalis ventralis, der sich nach vorn in gleichen Insertionen fortsetzt.

Dorsal fängt diese Muskellage frei an, doch kann man Uebergänge zu Ileocostalisfasern vielfach nachweisen. Jedenfalls grenzt der Muskel dorsalwärts an einen platten, dorsal von ihm angeordneten Muskelbauch, den ich auch auf Fig. 4 darge-

stellt habe. Die Fasern dieses Muskels (des Retrahens costarum der Autoren) entspringen an der Vorderfläche der Wirbelkörper jederseits und verlaufen schräg lateralwärts und nach vorn, um an den Rippen, gerade dorsal von der Ansatzstelle der Processus uncinati zu inseriren. Dieser Muskel ist auch auf Fig. 7 dargestellt. Erst nach seiner Wegnahme erkennt man den ventralen Ast der Spinalnerven, der bis zu den Ursprungszacken des Transversus sichtbar bleibt. Unter letzterem Muskel verschwindet er dann wieder. Diesen Muskel rechne ich zum System des Intercostalis internus und bezeichne ihn als Musculus intercostalis internus dorsalis longus. Er ist an den vier letzten vor dem Becken gelegenen Segmenten nicht mehr ausgebildet.

Mit der Freilegung der auf Fig. 4 dargestellten Muskellage tritt noch ein seitlich von der ventralen Mittellinie vor dem Becken gelegener dreieckiger platter Muskelbauch zu Tage, der auf Fig. 4 tr und Fig. 12 tr dargestellt ist. Dieser Muskel entspringt am Processus lateralis des Beckens und inserirt an der Linea alba, er erstreckt sich über neun Rippen nach vorn, sodass er mit seinem spitzen vorderen Ende bis zum ventralen Ende der achten Rippe reicht. Der Muskel ist ganz unsegmentirt, seine Fasern verlaufen vom Becken aus divergent zur Linea alba, die vorderen sehr steil, die folgenden schräg, und allmählich gehen sie in queren Verlauf über. Es ist dies der Musculus pyramidalis der Autoren. Gadow hat ihn als einen Theil des Rectus ventralis bezeichnet. Der Muskel gleicht in Form und Faserverlauf dem Musculus pyramidalis der Säugethiere und des Menschen; er kann aber darum nicht mit diesem verglichen werden, weil er vom Rectus bedeckt ist, während der Pyramidalis der Säugetiere der ventralen Fläche des Rectus aufgelagert ist.

Musc. intercostalis internus.

Um die folgende Muskelschicht darzustellen, hat man die knöchernen Rippen gerade oberhalb der Ansatzstelle der Processus uncinati abzuschneiden. Man kann dann die Rippen mit dem Musculus intercostalis internus stumpf von der unterliegenden Muskellage herunterschlagen und abtragen. Auf Fig. 5 habe ich an den drei ersten, das Sternum erreichenden Rippen dies so dargestellt. Hier sieht man den nun zu besprechenden Muskel in Zacken an den Rippen gerade dorsal von den Ansatzstellen der Processus uncinati entspringen. An den folgenden Rippen habe ich dorsalwärts noch ein weiteres Stück der knöchernen Rippen entfernt. Dabei musste ich den Muskel vorsichtig an seinem Ursprung abtrennen, und man übersieht nun genau die Ausdehnung der Ursprungslinien der einzelnen Zacken, andrerseits sieht man auch die Insertionslinien des dorsal davon gelegenen Muskels, der schon auf Fig. 4 dargestellt war (ic id). Nur die achte und neunte Rippe habe ich in grösserer Länge stehen gelassen und mit ihr den Musculus intercostalis eine Strecke weit erhalten, um die Beziehung des letztgenannten Muskels hinsichtlich des Faserverlaufs deutlich zu machen.

Der hier nun zu beschreibende Muskel ist in Betreff seiner Bedeutung nicht ganz leicht zu bezeichnen. Es fragt sich, ob er eine tiefe Schicht des Obliquus internus darstellt, dessen oberflächliche Schicht dann im Intercostalis internus gegeben wäre, oder ob er dem Musculus transversus zuzurechnen ist. Jedenfalls findet sich unter ihm noch ein, wenn auch sehr dünner, Musculus transversus ausgebildet, den

man auf Fig. 5 auch an einigen Stellen (x) durchschimmern sieht. In Folge dessen bezeichne ich den hier zu schildernden Muskel als Obliquus internus. Der starke auf Fig. 5 dargestellte fragliche Bauchmuskel stellt eine gleichartige kräftige Muskelplatte dar, welche nur in ihrem Ursprung in Zacken einen metameren Aufbau erkennen lässt, sonst aber gänzlich unsegmentirt ist. Seine Fasern, welche den oben genannten Ursprung in 15 Zacken zeigen, verlaufen leicht schräg ventral- und kopfwärts. Die Fasern der 5—6 vorderen Zacken erreichen das Sternum, um an dessen dorsaler Fläche nahe dem lateralen Rande zu inseriren. Die Fasern der zehn hinteren Zacken gehen in einer, etwa 1 cm weit von der ventralen Mittellinie vom hinteren Ende der Sternalplatte bis gegen das Becken hin verlaufenden Linie in eine Aponeurose über, welche, über die Dorsalfläche des Rectus verlaufend, sich bis zur ventralen Mittellinie erstreckt. Alle diese Fasern treten somit nicht mehr mit knöchernen oder knorpeligen Skelettheilen in Verbindung. Die Fasern einiger Zacken schliessen in der dorsalen Hälfte des Muskels nicht ganz fest zusammen, sodass zwischen ihnen der darunterliegende Muskel zu Tage tritt. Dies ist auf Fig. 5 zwischen der siebenten, achten und neunten, sowie zwischen der zehnten und elften Zacke zu erkennen.

Musc. transversus.

Trägt man nun mit grosser Vorsicht diese Muskellage ab, am besten beginnt man an den zuletzt genannten Lücken des Muskels, so legt man noch einen Muskel frei, welcher auf Taf. II, Fig. 6 wiedergegeben ist. Dieser Musculus transversus hat genau die gleiche Ausdehnung wie der vorher beschriebene Muskel. Er beginnt an der ersten zum Sternum tretenden Rippe und erstreckt sich bis zur letzten vor dem Becken gelegenen Rippe. Er entspringt gleichfalls in Zacken an allen Rippen dorsal von der Ansatzstelle der Processus uncinati. Jede Zacke reicht um ein Weniges weiter dorsalwärts an jeder Rippe, sodass sein Zusammenhang mit den Rippen nach dem Abtragen des Obliquus internus profundus noch erhalten ist. Der Ursprung folgt aber dann genau dem Ursprung des letztgenannten Muskels, wie sich aus Vergleichung der Figg. 5 und 6 ergiebt. Aus allen Ursprungszacken gehen senkrecht absteigende, also quer verlaufende Fasern hervor, welche einen sehr zarten, dünnen Muskelbauch bilden. Die Dicke desselben ist ungleich, da immer die am meisten dorsal an jeder Rippe entspringenden Fasern der einzelnen Zacken in dichteren Massen zusammenliegen. Die weiter ventralwärts entspringenden Fasern jeder Zacke bilden ganz ausgebreitet fast nur eine einfache Faserlage, sodass die tiefe Bauchfascie und das pigmentirte Peritoneum überall durchschimmern. Die Fasern der drei vordersten und der beiden hintersten Zacken haben einen ganz leicht schrägen Verlauf im Sinne des Musculus obliquus internus. Hinsichtlich der Insertion stimmt der ganze Transversus mit jenem Muskel überein. Seine drei ersten Zacken erreichen das Brustbein, an dessen oberer Fläche, nahe dem Seitenrande sie inseriren, während in kontinuirlicher Fortsetzung die Fasern sämmtlicher folgenden Zacken 1 cm lateral von der ventralen Mittellinie in die schon oben erwähnte Aponeurose übergehen, welche bis zur Linea alba verläuft. Es war mir nicht möglich, an dem vorliegenden Objekte diese Aponeurose in zwei selbstständige Lamellen für jeden der beiden darin inserirenden Muskeln zu trennen.

Innerhalb dieses Muskels findet man eine sehr zarte Bindegewebsschicht, welcher das Peritonealepithel aufgelagert ist.

Betrachten wir nun noch das System des Rectus genauer, so bitte ich hierzu Taf. III, Fig. 12, zur Hand zu nehmen. Musc. rectus.

Auf der linken Hälfte der Figur, welche Hatteria von der Bauchfläche aus gesehen darstellt, ist der Befund wiedergegeben, wie er sich darstellt nach Wegnahme der Haut und der oberflächlichen Fascie. Der Pectoralis major ist in seiner vorderen Hälfte vom sternalen Ursprunge abgelöst und nahe der Insertion abgeschnitten und entfernt, um darunter liegende Theile zu zeigen. Die hintere Hälfte dieses Muskels ist ganz erhalten. Man sieht den Ursprung von der ventralen Fläche des Sternum, dann von dessen hinterem Ende an nach hinten lateral abweichend mit dem lateralen Rande des Rectus in Verbindung; seine von hinten aufsteigenden Fasern sind von der oberflächlichen Lage des Obliquus abdominis externus superficialis bedeckt. An diesen und den Pectoralis schliesst sich der Rectus abdominis an, welcher vom hinteren Ende des Sternum beginnt und sich bis zum Becken erstreckt. Er fängt vorn schmal an, verbreitert sich allmählich bis zur 19. Bauchrippe und verjüngt sich dann rasch, um spitz am Becken zu endigen. Seine Fasern inseriren an der ganzen Länge der Schambeinsymphyse.

Der vom hinteren Sternalende bis zur Schambeinsymphyse sich erstreckende Rectus ist ein scharf abgegrenzter Muskel. Nur an seinem lateralen Rande gehen die Fasern der zweiten Schicht des Obliquus abdominis externus superficialis in ihn über; doch nur gerade so, wie dies vorn die Fasern des Pectoralis auch thun. Man hat es darum doch mit selbstständigen Muskeln zu thun. An der Rectusplatte habe ich oben schon zwei Portionen unterschieden, welche aber nicht etwa getrennte Muskelbäuche darstellen. Die Portionen als oberflächliche und tiefe zu bezeichnen, ist durch die Einlagerung der Bauchrippen zwischen die oberflächlichsten Fasern dieses Muskels veranlasst. Diese Rippen besitzen eine viel geringere Dicke als der Muskelbauch des Rectus, und in Folge dessen ziehen die in der Tiefe gelegenen Fasern des Rectus glatt über die Bauchrippen fort, zeigen nicht die reichliche Segmentirung, wie sie durch diese Rippe den oberflächlichen Fasern des Rectus gegeben wird. Auf der linken Seite der Fig. 12 sind die 16. und 17. Bauchrippe entfernt, und dadurch ist der darunter gelegene Theil des Rectus sichtbar gemacht, welcher grössere Segmente besitzt, sodass immer ein Segment etwa zwei Segmente der oberflächlichen Lage einnimmt. Der Rectus ist der einzige Bauchmuskel, welcher eine Segmentirung durch fibröse Myosepten in seinen tieferen Faserlagen erkennen lässt.

Der bis zum hinteren Ende des Sternum sich erstreckende Rectus stellt aber nicht das gesammte System dieses Muskels dar. Vom Sternum aus setzen sich nach vorn weitere Muskeln mit geradem Faserverlauf zu Coracoid und Zungenbein fort, welche ebenfalls dem Rectussystem zuzurechnen sind.

Löst man zunächst den Pectoralis in seiner vorderen Hälfte vom Ursprung am Sternum ab und entfernt ihn, so muss man noch das Coracoid aus seiner Verbindung mit dem Sternum lösen und so abtragen, dass man alle an seiner dorsalen

Fläche sich anheftenden Muskeln genau an ihrer Ansatzstelle abtrennt. Dann sieht man einen platten Muskelbauch vom vorderen konkaven Sternalrande entspringen. Der Ursprung ist ein wenig auf die dorsale Fläche des Sternum ausgedehnt; der platte, kurze Bauch zeigt keine Inscriptio tendinea und verläuft nach vorn, um in einer schrägen Linie an der dorsalen Fläche des Coracoid, etwas vor dessen Mitte zu inseriren. Die Insertionslinie verläuft schräg von vorn und medial nach hinten und lateral (Fig. 12 x). Gerade vor diesem Muskel entspringt an der dorsalen Fläche des Coracoid in einer schräg von hinten ventral nach vorn und dorsalwärts verlaufenden Linie ein platter Muskelbauch (Fig. 12 y), der eine Inscriptio tendinea besitzt. Er verläuft dorsal über die Clavicula weg gerade nach vorn, leicht medianwärts, zum Zungenbein.

Trennt man nun die Hälfte der Sternalplatte so ab, dass man den hinteren schrägen Rand als schmalen Streifen stehen lässt mit dem Ansatz der drei vorderen Rippen, so wie es die rechte Hälfte der Fig. 12 zeigt, und löst man damit auch die beiden vorher beschriebenen Muskeln ab, so legt man einen tiefer gelegenen Muskelkomplex frei, der auf der rechten Seite der Fig. 12 (z) auch dargestellt ist.

Vom schrägen hinteren, lateralen Sternalrande entspringt an dessen dorsaler Fläche ein Muskel, welcher zum Theil Fasern aus dem ventralen Ende des Musculus intercostalis externus und internus aufnimmt. Der daraus sich bildende platte Muskelbauch, der dorsalen Fläche der Sternalplatte dicht aufgelagert (Fig. 12 z), verläuft sich verjüngend nach vorn und inserirt mit einer platten, sehr kräftigen Endsehne an der dorsalen Fläche des Coracoid unmittelbar vor dem vorher geschilderten, am vorderen Sternalrand entspringenden Muskel. Ausserdem sehen wir lateral von diesem Muskel von der ventralen Spange der ersten Sternalrippe, in direkter Fortsetzung der beiden Intercostalmuskeln ein schlankes, nach vorn sich verjüngendes Muskelbündel (z^1) zu einem Sehnenbogen verlaufen, welcher von der Innenfläche des Schultergürtels, gerade gegenüber der Schultergelenkpfanne, und zwar nahe dem hinteren Rande, ausgehend, zum Seitenrande des vorderen Theils der Sternalplatte verläuft. Nach vorne sehen wir dann vom vordersten Ende des Sternum und von der Clavicula zwei platte Muskelbäuche entspringen, welche nach vorn zum Zungenbein verlaufen.

Das unmittelbare Hervorgehen gerade verlaufender Muskelbündel, welche zum Coracoid gelangen und aus den ventralen Portionen des Intercostalmuskels hervorgehen, berechtigt uns zu untersuchen, ob diese letzteren Muskeln nicht in gewisser Beziehung zum Systeme des Rectus stehen. Jedenfalls will ich hier noch einmal auf das Verhalten dieser Muskeln eingehen. Sie sind ebenfalls auf der rechten Seite der Fig. 12 dargestellt. Hier ist der ganze oberflächliche Rectus mit den Bauchrippen, sowie auch seine tieferen Fasern, welche keine Beziehung zu den Bauchrippen besitzen, abgetragen. Da auch der Obliquus externus ganz weggenommen ist, so erkennt man seitlich zwischen den Rippen die Musculi intercostales ventrales, welche in der ventralen Hälfte der Rippen allmählich in schräg zwischen den schaufelartigen Knorpelfortsätzen der Rippen verlaufende Fasern übergehen. An diese schrägen

Fasern schliessen sich gegen das ventrale Ende der Rippen wieder gerade verlaufende Fasern an. Mit den schaufelartigen Fortsätzen fehlen an den drei vordersten, das Sternum erreichenden Rippen auch die schräg sie verbindenden Muskelfasern, und man erkennt hier, wie die Fasern des Intercostalis externus und internus vom Knick der Rippen an aus der schrägen in eine gerade Verlaufsrichtung übergehen, die sie auch bis zum Sternalrande beibehalten. So sehen wir, wie das früher beschriebene schlanke Muskelbündelchen, welches von dem ventralen Theil der ersten Rippe entspringt (Fig 12 z¹) und nach vorn zu dem zwischen Coracoid und Sternum ausgespannten Sehnenzug verläuft, sich wie eine direkte Fortsetzung des Intercostalis ext. und int. darstellt. Ich komme hierbei nochmals darauf zurück, dass die beiden Schichten der Interkostalmuskeln (externi und interni) zwischen den ventralen Schenkeln der Rippen nicht mehr zu unterscheiden sind (vergl. Fig. 3, 4 u. 12). Sie bilden hier vielmehr eine einheitliche Muskelmasse, deren Fasern gestreckt verlaufen und zwischen den schaufelartigen Fortsätzen der Rippen eine schräge Richtung annehmen. Da nun die Rippen, welche mit ihren ventralen Enden zu den Bauchrippen treten, die tieferen Faserlagen des Rectus durchsetzen müssen, da die Bauchrippen nur zwischen den oberflächlichsten Rectusfasern eingelagert sind, so sehen wir auch, dass die zwischen den Rippen verlaufenden Muskelfasern in die Rectusfasern allmählich übergehen und nur durch Wegnehmen der Rippen von ihnen getrennt werden. Auf diese Verhältnisse bin ich hier näher eingegangen, weil sie für die Vergleichung mit den Verhältnissen bei Urodelen von grosser Bedeutung sind.

Um den Verlauf der Spinalnerven darzustellen, habe ich Taf. II, Fig. 11 noch ausgeführt, welche so zu verstehen ist, dass das Thier in der ventralen Mittellinie geöffnet, und die Leibeswand auseinander geschlagen wurde. Die rechte Hälfte der Körperwand von der Mitte der Wirbelkörper (v) bis zur Linea alba (l. a.) stellt dann Fig. 11 in der Ansicht von innen dar. Von oben nach unten habe ich allmählich eine Muskelschicht nach der andern abgetragen, sodass man die sechs auf den Fig. 1—6 im Ganzen dargestellten Muskellagen eine nach der andern zu Tage treten sieht. Die beiden obersten Segmente zeigen nach Wegnahme des Peritonealüberzugs seitlich von den Wirbelkörpern den Musculus intercostalis internus dorsal. longus (ic id), und lateral von dessen Insertion entspringt der Transversus (tr), der, die dorsale Fläche des Rectus überlagernd, erst nahe der Linea alba in seine Aponeurose übergeht. An den beiden darunter folgenden Segmenten ist der Intercostalis internus dorsalis longus und der Transversus abgetragen, und es tritt nun der ventrale Ast des Spinalnerven unter dem ersteren Muskel zu Tage. An der Ursprungsstelle des Transversus entspringt der Obliquus internus (oi), der auch ebenso wie der Transversus inserirt. Der Ursprung der unteren Zacke des Obliquus internus, die auf Fig. 11 noch dargestellt ist, ist abgetrennt und mit glattem Schnitt gerade auf der davor gelegenen Rippe abgetragen. Dadurch ist der Verlauf des Nerven noch in seiner Beziehung zum Musculus intercostalis internus zu erkennen. Er tritt nämlich an die laterale Fläche dieses Muskels und verläuft zwischen ihm und dem Intercostalis externus herab. Dies ist weiter ventral am gleichen Segment zu erkennen, wo der

Intercostalis internus weggenommen ist, sodass man den Intercostalis externus (ice) lateral vom Nerven (in der Zeichnung unter demselben) erkennt. In Betreff des Musculus intercostalis internus mache ich hier noch darauf aufmerksam, dass ein Theil seiner Fasern von einer Rippe entspringend über die nächst hintere Rippe und zwar medial von ihr wegverläuft, um erst an der zweitfolgenden Rippe zu inseriren. So entsteht bei Hatteria besonders an den zehn ersten Rippen ein kräftiger Intercostalis internus longus, welcher ebenso an der medialen Fläche der Rippen angeordnet ist, wie der Intercostalis externus an deren lateraler Fläche sich findet, natürlich in gekreuztem Faserverlauf. An dem unter dem zuletzt besprochenen folgenden Segment auf Fig. 11 ist nun auch der Intercostalis internus entfernt und es ist hierdurch der Intercostalis externus in seiner ganzen Ausdehnung freigelegt. Auf demselben, d. h. medial von ihm verläuft der Stamm des ventralen Spinalnervenastes herab. Am Rippenwinkel ist der letztgenannte Muskel durchgeschnitten und ventralwärts entfernt, sodass der Obliquus externus in seinen beiden Lagen zu Tage tritt. Unter dem Obliquus internus erscheint der Rectus und zwar seine tiefe Schicht, welche der Körpermetamerie entsprechend segmentirt ist. Derselbe ist nach zwei Segmentlängen durch einen queren Schnitt abgetragen, und darunter sieht man dann den oberflächlichen Rectus, welcher in Folge der Einlagerung der Bauchrippen die doppelte Zahl halb so langer Segmente zeigt.

Die Zusammenfassung der hier von Hatteria geschilderten Befunde ist nach Beschreibung der Verhältnisse anderer Reptilien in einem vergleichenden Abschnitte zu geben.

Lacerta: Die Eidechse zeigt einfachere Verhältnisse hinsichtlich der Rippen, und das kommt naturgemäss auch im Verhalten der ventralen Rumpfmuskulatur zum Ausdruck.

Zur Untersuchung kamen Lacerta agilis, muralis und viridis.

Lacerta agilis: Wenn man bei der Eidechse die Haut, von der dorsalen Mittellinie beginnend, ventralwärts abzieht, so gelingt dies ohne Schwierigkeit bis zu der Linie, wo die Seitenfläche des Rumpfes in die ventrale Fläche übergeht. In dieser Linie beginnt das Bereich des Musculus rectus. Von hier an bis zur ventralen Mittellinie bestehen innige Beziehungen zwischen der Skeletmuskulatur, d. h. dem Rectus und dem Integument. An der Ventralfläche des Rumpfes zeigt die Haut bekanntlich jederseits drei Reihen von quergestellten Schienen, die als verbreiterte Schuppen aufzufassen sind. Diese Schienen beginnen am Halse, d. h. gerade vor der Sternalplatte und erstrecken sich bis zum Becken. Die Ausdehnung dieser Bauchschienen nimmt gerade das Gebiet des Musc. rectus ein. Die oberflächlichen Fasern dieses Muskels setzen sich nun an den queren Grenzlinien der einander folgenden Schienenreihen mit dem Integument in Verbindung, und hier muss man demnach beim Ablösen der Haut die Insertionen dieser Muskelfasern durchschneiden. Da nun immer zwei Querreihen der Bauchschienen auf ein Körpersegment kommen, so ist auch hier eine komplizirte Segmentirung des Rectus in seinen oberflächlichsten Faserlagen ausgebildet, welche mit den durch die Bauchrippen bei Hatteria veranlassten

Zuständen verglichen werden kann. Ich komme hierauf zurück bei der Schilderung des Rectus dieser Formen.

An der Seitenfläche des Rumpfes legt man nach Abziehen der Haut eine Muskellage frei, welche den Obliquus abdominis externus superficialis darstellt. Derselbe bildet hier wie bei Hatteria eine gleichmässige Muskellage, die nur durch ihren Ursprung eine metamere Gliederung erkennen lässt. Fig. 8, Taf. II, stellt diesen Muskel in der vorderen Körperhälfte dar (o e s). Der Muskel entspringt in Zacken an den Rippen und zwar, da keine Processus uncinati hier entwickelt sind, geht jede Zacke mit einer Ursprungssehne von der Rippenspange selbst aus. Die vorderste Zacke entspringt von der ersten Rippe, welche mit ihrem ventralen Ende die Sternalplatte erreicht. Von da an entspringen gleichartige Zacken von den 14 langen Rippen. Die hinteren Ursprungsportionen, von den sechs Lumbalwirbeln resp. deren rudimentären Rippen ausgehend, zeigen eine gerade und einheitliche Ursprungslinie. Sämmtliche Fasern dieser kräftigen Muskellage verlaufen noch eine kurze Strecke über den lateralen Rectusrand, dessen ventraler Fläche aufgelagert, um dann in eine zarte Aponeurose überzugehen, welche auf der ventralen Fläche des Rectus bis zur Linea alba verläuft, aber durch die oben angedeutete Insertion der oberflächlichen Rectusfasern in den Bauchschienengrenzen am Integument naturgemäss beeinflusst wird, sodass sie in diesen Insertionslinien ebenfalls mit ihren Fasern der Lederhaut innig angeschlossen ist.

Wenn man diesen Muskel vorsichtig in der Weise abträgt, dass man von den ventralen Faserenden aus den Muskel dorsalwärts zurückschlägt, so erkennt man, dass hier andere Verhältnisse als bei Hatteria bestehen, denn es tritt der laterale Rectusrand frei zu Tage. Eine zweite Schicht des Obliquus ext. schliesst sich nicht derart an ihn an, dass dessen Fasern kontinuirlich mit den Rectusfasern in Verbindung treten, wie ich dies von Hatteria geschildert habe. Dagegen tritt dann eine zweite Lage über dem lateralen Rectusrande zu Tage, welche erst nach völliger Abtragung des Obliquus ext. superficialis zu übersehen ist. Es ist nun hier daran zu erinnern, dass die Rippen der Eidechse einfache bogenförmig, durchaus gleichmässig gekrümmte Spangen darstellen, an welchen die scharfe Abknickung, wie sie bei Hatteria besteht, nicht ausgebildet ist. Die knöchernen Rippen gehen in einen kurzen knorpeligen Theil über, mit welchem sie, abgesehen von den fünf ersten Rippen, welche die Sternalplatte erreichen, frei in der Bauchwand enden und zwar in der Gegend des lateralen Rectusrandes, so dass der Rectus zu den frei endigenden Rippen nicht in Beziehung steht. Bauchrippen sind nicht ausgebildet.

Es gelingt sehr leicht den lateralen Rectusrand, der einen freien Muskelrand darstellt, stumpf herauszulösen, und dann kann man die zweite seitliche Bauchmuskellage, den Obliquus externus profundus, erst ganz übersehen. Fig. 9 (Taf. II) stellt ihn dar (oep). In der vorderen Körperhälfte ist der später zu besprechende Rectus lateralis beseitigt, und man erkennt, wie der Obliquus ext. prof. zum lateralen Rand eines Rectus medialis (rm) tritt. In der hinteren Rumpfhälfte ist der Rectus lateralis erhalten und bedeckt den ventralen Theil der Fasern des Obliquus ext. prof. Vergl. auch

Fig. 10, oep, wo das Verhältniss dieses Muskels zum Pectoralis auf der rechten Seite der Figur dargestellt ist. Der Obliquus externus profundus stellt ebenso wie der Obliquus ext. superficialis eine gleichmässige, aber sehr dünne Muskelplatte dar, welche in Zacken wie dieser, aber nicht mit Ursprungssehnen, sondern direkt fleischig an den Rippen in der gleichen Höhe wie jener entspringt. Der gleichmässige Muskelbauch, der sich von der ersten Sternalrippe bis zur letzten Lumbalrippe erstreckt, ist in seinem Verlauf der Aussenfläche (lateralen Fläche) der Rippen fest angeschlossen.

Die fünf ersten Zacken inseriren an der vorderen Kante der fünf Sternalrippen und zwar nahe ihrer Ansatzstelle am Sternum, doch so weit entfernt, dass die Intercostales noch darunter zum Vorschein kommen. Die folgenden Zacken sind wie die ersten vom Pectoralis überlagert, liegen an dessen dorsaler Fläche. Der Pectoralis erstreckt sich nach hinten bis zur zehnten Rippe, wo er zu einer Spitze verjüngt endigt. Er ist auch von dem vorhin geschilderten Rectus lateralis überlagert und wenn man diesen von seinem lateralen Rande her aufhebt, so kann man erst den Pectoralis ganz übersehen. Er ist der Länge nach mit dem Rectus verwachsen, doch nicht an dessen lateralem Rande, sondern etwa in der Mitte der Rectusbreite, und eben an dieser Linie setzt sich auch der geschilderte Obliquus externus an den Rectus an. Er behält diese Linie schwanzwärts hinter dem Ende des Pectoralis auch bei und setzt sich so an den Rectus an bis zum Becken, wo seine letzten Fasern auch am Processus lateralis pelvis inseriren. Durch diesen Muskel und den Pectoralis wird also eine Sonderung des Rectus markirt, die bei Hatteria fehlte. Der laterale Rand das Rectus von Hatteria und Lacerta sind nicht gleichwerthig, doch davon später.

Schneidet man den Obliquus externus profundus so durch, dass man alle seine Fasern etwa 1 mm seitlich von ihrer Ansatzstelle am Rectus durchtrennt, und präparirt man den Muskel dann vorsichtig dorsalwärts zurück, so findet man darunter verschiedene Verhältnisse an den sechs Sternalrippen und im Bereich der falschen Rippen. An den sechs Sternalrippen legt man die Musc. intercostales frei und erkennt, dass die interni sehr kräftig sind und fast bis zum Sternalrand reichen. Die Intercostales externi, welche lateral von den interni liegen, hören schon weiter dorsal mit freiem Rande auf, etwa in der Mitte der Länge der Rippenspangen. (Taf. II, Fig. 9 ice, wo dieser Muskel in einem Lumbalsegment dargestellt ist.) Schwanzwärts vom Brustbein, im Bereich der falschen Rippen, erscheint unter dem Obliquus externus der Intercostalis internus und zwar dorsalwärts bis zu den freien Rippenenden. Von hier an weiter dorsalwärts findet man zwischen den Rippen den Musc. intercostalis externus, welcher den gleichen Faserverlauf wie der Obliquus ext. zeigt, von dem gekreuzt damit verlaufenden Intercostalis internus also leicht zu unterscheiden ist. Der Intercostalis externus lässt auch hier wie bei Hatteria lange und kurze Portionen unterscheiden, was man genau sehen kann, nachdem man den Obliquus externus profundus ganz entfernt hat. Man bekommt im Bereich der sechs Sternalrippen ganz das Bild, wie es auf Fig. 3 von Hatteria dargestellt ist: Die falschen Rippen sind kürzer, und demgemäss reicht auch der Intercostalis ext. nicht so weit herab, aber auch hier kann man bis zu den ganz kurzen Lumbal-

rippen einen Intercostalis longus und brevis unterscheiden. Der longus überspringt immer eine Rippe, der brevis geht von einer Rippe zur folgenden. An den falschen Rippen sind die Intercostales externi longi schwächer ausgebildet als an den Sternalrippen.

Trägt man diese Muskeln ab, so kommt der Intercostalis internus zum Vorschein, dessen Fasern schräg von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts verlaufen. (Taf. II Fig. 9 i c i, wo der Muskel von einem Lumbalsegment dargestellt ist.) Dieser Muskel beginnt an den Rippen erst lateral von der Insertion des nachher zu besprechenden Subvertebralis. Dieser Punkt liegt gerade in der Höhe der Ursprungszacken des Obliquus externus. Ventralwärts werden die Faserbündel kräftiger, besonders an den Sternalrippen, wo sie bis fast zum Sternalrand herabreichen. An den falschen Rippen erstreckt sich der Intercostalis internus ventralwärts unter das Rippenende hinaus. Auch hier sind Intercostales longi und breves zu unterscheiden, wie bei Hatteria. Die breves gehen von einer Rippe zur folgenden, während die Fasern der longi immer eine Rippe überspringen und dabei über die mediale (innere) Fläche derselben verlaufen.

Am Thorakalabschnitt des Rumpfes, wo die Rippen ventralwärts zum Sternum oder bis zum Rectus reichen, ist der Musc. intercostalis internus ausserhalb des Musc. obliquus internus gleichmässig entwickelt, wie bei Hatteria am ganzen Rumpf. Die ventralsten Fasern bilden gesonderte Bündel, die als Musculi scalares beschrieben wurden (SCHNEIDER, GADOW) und an den Intermuskularsepten des Rectus medialis inseriren.

Am Lumbalabschnitt der Wirbelsäule, wo die Rippen kürzer werden, bleibt der Intercostalis internus über deren ventrale Enden hinaus ventralwärts als einheitliche Muskellage erhalten. Da diese Lage Lücken zeigt, kommt der innerhalb derselben liegende Obliquus internus hie und da zum Vorschein. Es besitzt demnach Lacerta einen oberflächlichen, aus dem Intercostalis internus nach Reduktion der Rippen zu Stande gekommenen Obliquus internus abdominis, der nur dem Lumbaltheil des Rumpfes zukommt. Seine Insertion findet sich ventral in der Form, dass sich seine Fasern an den Inscriptiones tendineae des Rectus ansetzen. Dem System des Musc. intercostalis internus rechne ich auch den Musc. subvertebralis oder retrahens costarum der Autoren zu. Er erstreckt sich nur auf den Thorakalabschnitt des Rumpfes; am Lumbaltheil, wo der Quadratus lumborum aus den Intercostalmuskeln sich gebildet hat, fehlt er. Der Muskel verhält sich hier gerade so, wie ich ihn auf Fig. 15 icid (Taf. III) von Cyclodus abgebildet habe. Er entspringt mit einer kurzen Sehne an der Ventralfläche der Wirbelkörper, und seine Fasern inseriren schräg lateral- und kopfwärts verlaufend an den hinteren Kanten der Rippen, etwa am Ende des dorsalen Drittels ihrer Länge. Gerade lateral und ventral von ihrer Insertion beginnt der Musc. intercostalis internus, dessen Fasern auch genau den gleichen Verlauf zeigen. Man kann demnach den Retrahens costarum als Musc. intercostalis internus dorsalis longus bezeichnen.

Wenn man den Musc. intercostalis internus und mit ihm die Rippen soweit abträgt, wie dies auf Fig. 5 von Hatteria dargestellt ist (man kann dabei den Intercostalis internus dorsalis longus stehen lassen), so tritt der einheitliche Musc. obliquus internus trunci zu Tage, der sich hinsichtlich seiner Ausdehnung, seines Ursprungs und seiner Insertion genau so verhält wie bei Hatteria.

Nach Wegnahme dieses Muskels tritt dann der Musc. transversus trunci zu Tage, der sich ebenfalls genau so verhält, wie der gleiche Muskel von Hatteria, der auf Fig. 6 abgebildet ist.

Es bleibt dann noch der Rectus zu besprechen.

Derselbe ist komplizirter gebaut als bei Hatteria. Bei letzterer stellte er einen einheitlichen Muskel dar, welcher genau dem Bereich der Bauchrippen entsprach. Dieser einheitliche Rectus superficialis deckte einen dreieckigen, gerade vor dem Becken gelegenen, tiefen Muskel, den Rectus internus (Gadow), der in seiner Herkunft und darum auch in seiner morphologischen Bedeutung zweifelhaft ist.

Bei Lacerta erstreckt sich der Rectus vom Becken bis zur Halsgegend als Rectus superficialis. Er lässt zwei Portionen unterscheiden, die ich als Rectus medialis und lateralis bezeichnen will. Der Rectus medialis erstreckt sich von der Schambeinsymphyse bis zum hinteren Ende des Sternum. Er steht mit seinen oberflächlichsten Fasern zum Integument in Beziehung, derart, dass dieselben an den Schuppengrenzen in der Lederhaut inseriren. An seinen lateralen Rand treten in seiner ganzen Ausdehnung, d. h. von vorn bis hinten hin, der Obliquus ext. profundus, ausserdem in seiner vorderen Hälfte, d. h. vom hinteren Sternalende bis zur 10. Rippe, der Pectoralis ventral vom Obl. ext. prof. Dieser mediale oberflächliche Rectus ist der einzige bei Hatteria vorhandene, wie sich aus der Beziehung zum Pectoralis und Obliquus ext. profundus ergiebt. Der Rectus lateralis superficialis fehlt bei Hatteria. Er schliesst sich bei Lacerta unmittelbar an den medialen Rectus, an dessen lateralen Rand an, erstreckt sich vom Becken bis zum Hals als gleich breiter Streifen, nicht ganz gerade, sondern leicht lateral ausgebogen verlaufend. Er geht vom Lig. ileo-pubicum aus, überlagert den Obliquus ext. profundus, während sein lateraler Rand um ein Weniges vom Obl. ext. superficialis überlagert wird. Nach vorn zu überlagert er die ventrale Fläche des Pectoralis, nähert sich hier etwas der Medianlinie und endigt in einer Aponeurose, welche an dem Integument gerade an der Grenze der vordersten queren Schuppenreihe inserirt.

Dieser laterale Rectus steht somit in sehr inniger Beziehung zum Integument, besonders sein vorderer Theil, der den Pectoralis bedeckt, ist ganz Hautmuskel. Sein hinterer Theil lässt wie der mediale Rectus, nur die oberflächlichsten Fasern zum Integument treten, die tiefen Fasern bilden einen glatten Muskelbauch, der aber keine Inscriptiones tendineae zeigt, vielmehr unsegmentirt ist, wie Gadow u. A. schon angegeben haben.

Das Verhalten des Rectus medialis und lateralis, sowie deren Beziehung zum Pectoralis und Musc. obliquus ext. superficialis und profundus ist auf Figg. 8, 9 und 10 (Taf. II) dargestellt.

Crocodilus: Es liegt mir ein 83 cm langes Exemplar von Crocodilus vulgaris vor. Dasselbe besitzt zwei zur Sternalplatte tretende wahre Rippenpaare. Das davor gelegene Paar setzt sich durch ein sehniges Ligament ebenfalls an die Seitenkante des Sternum fest (RATHKE). Hinter diesen drei Rippenpaaren folgen fünf weitere Paare, welche sich mit den gabelig gespaltenen Fortsätzen des Sternum in Verbindung setzen, dann folgen zwei Rippenpaare, von welchen das erste noch durch die halbe Seitenwand des Bauches herabreicht, das zweite endigt schon da, wo die Seitenbauchmuskeln beginnen. Die folgenden drei falschen Rippen sind von dem Ileocostalis ganz verdeckt. Es sind somit 13 Rippenpaare ausgebildet, welche zu der ventralen Rumpfmuskulatur in Beziehung stehen (Taf. IV, Fig. 17). Keine dieser Rippen besitzen Processus uncinati. Alle lassen dagegen einen dorsalen und ventralen Schenkel unterscheiden. Der ventrale ist knorpelig, der dorsale beginnt knöchern an der Wirbelsäule, wird aber im distalen Drittel knorpelig.

Die Rippen sind sehr breit, besonders die ventralen Schenkel sind schaufelartig. Ausser diesen ächten Rippen finden sich seitlich von der ventralen Mittellinie acht Paar Bauchrippen. Die sieben vorderen Paare liegen hinter der siebenten Rippe zwischen den oberflächlichen Rectusfasern angeordnet, das achte Paar stellt, die Serie fortsetzend, ein breites Skeletstück dar, welches mit seinem lateralen Ende dem Becken gelenkig verbunden ist.

Hinter der letzten ächten Rippe sind fünf Lumbalwirbel mit rudimentären Rippen entwickelt. Dann folgt der erste Sacralwirbel.

Wenn man von der ventralen Mittellinie aus dorsalwärts auf der einen Körperhälfte das Integument vorsichtig abpräparirt, so fällt einem zunächst auf, dass die Muskulatur hier nirgends mit dem Integument in direkter Verbindung steht, wie dies bei Hatteria und Lacerta der Fall war. Es tritt vielmehr überall eine faserige subcutane Bindegewebsmasse zu Tage, nach deren Entfernung man erst auf die oberflächlichste Muskellage gelangt (Taf. IV, Fig. 16). Von dorsalen Muskeln kann man Spinalis, Longissimus und Ileocostalis unterscheiden. Der letztere besitzt eine sehr beträchtliche Breite, besonders vorne gerade hinter der vorderen Extremität, nach hinten nimmt seine Breite ab. Der Ileocostalis deckt als starke Muskellage etwa die Hälfte der dorsalen Rippenschenkel und ist durchweg, genau der Körpermetamerie entsprechend, segmentirt. Seine Intermuskularsepten sind von der Oberfläche des Muskels bis auf die Rippen, an welchen sie festsitzen, zu verfolgen. Alle diese dorsalen Rumpfmuskeln sind von einer aponeurotischen Fascie, dem oberflächlichen Blatt der Dorsalaponeurose bedeckt. Die Sehnenfasern derselben verlaufen alle parallel, schräg von dorsal- und kopfwärts nach ventral- und schwanzwärts. Dieselben dienen dem Musc. obliquus abdominis externus superficialis zum Ursprung, welcher in einem ganz gleichmässig geradlinigen Ursprung daraus hervorgeht (Fig. 16, o es). Die Ursprungslinie steigt nach dem Becken zu dorsalwärts in die Höhe und folgt dabei stets dem lateralen Rande des Ileocostalis, der, wie vorhin erwähnt, nach hinten an Breite abnimmt. Die Muskelfasern des Obliquus ext. superficialis bilden in ihrem Verlauf die direkte Fortsetzung der Sehnenfasern der Dorsalaponeurose, d. h. sie

verlaufen schräg ventral- und schwanzwärts. Der Muskel beginnt an der ersten Rippe, welche das Brustbein erreicht und erstreckt sich gleichmässig bis zum letzten Lendenwirbel. Er entspringt durchweg an der Dorsalaponeurose und inserirt so, dass die den beiden vordersten Rippen aufgelagerten Fasern am Seitenrand des Sternum und an dem Ende des ventralen Schenkels der beiden ersten Rippen sich ansetzten. Von da an setzt sich die gleichmässige, nicht sehr dicke Muskellage nach kurzem Verlauf ventralwärts in eine Aponeurose fort, welche zum lateralen Rectusrand verläuft und hier auf die ventrale Fläche des Rectus übergeht. Hier steht sie mit den Bauchrippen in Verbindung und erstreckt sich bis zur ventralen Mittellinie. Dieser Muskel und seine ventrale Aponeurose ist nicht ganz zu sehen, weil er von anderen Muskeln überlagert wird. In seiner ganzen vorderen Hälfte, von der vorderen Extremität bis in die Gegend der siebenten Rippe wird der Muskel ganz bedeckt vom Musc. pectoralis (Taf. IV, Fig. 16 p). Der dorsale Rand dieses Muskels ist stumpf abgehoben und etwas ventralwärts heruntergedrängt auf Fig. 16, um den Obliq. ext. superfic. in seinem Ursprung zu zeigen. Ursprung und Insertion des Pectoralis sind dabei nicht verletzt. Der letztere Muskel entspringt von der Sternalplatte und erstreckt sich hier bis zur ventralen Mittellinie. Nach hinten setzt sich der Ursprung auf den lateralen Rand des Rectus fort, mit dem er fest zusammenhängt, um dann hinter dem ventralen Ende der siebenten Rippe sich lateral- und dorsalwärts weiter auszudehnen. Dabei wird der Ursprung ein oberflächlicher, der von der oberflächlichen, den Obl. ext. superficialis deckenden Fascie ausgeht. Dieser Ursprung bildet eine unregelmässige, zackige Linie. So ergiebt sich, dass der hintere Theil des Pectoralis eine dünne Muskellage bildet, welche der vorderen Hälfte des Obliquus ext. superficialis aufgelagert ist. Erst hinter ihm kommt der letztgenannte Muskel zum Vorschein. Die ventrale Aponeurose des Obliquus ext. superfic. ist bedeckt von einem anderen Muskel, welcher dem Rectus zuzurechnen ist und bei diesem besprochen werden soll (Fig. 16, tc).

Vom Obliquus ext. superficialis hebe ich also besonders hervor, dass er nicht an Skeletteilen, sondern an der Fascia lumbodorsalis, und nicht in Zacken, sondern in einer geraden Linie entspringt. Ferner erreicht er nicht als Muskel den lateralen Rand des Rectus, sondern geht etwa 1 cm entfernt von diesem in eine Aponeurose über, welche weiter zum Rectus verläuft, um dessen ventrale Oberfläche zu überlagern.

Wenn man den Pectoralis am Ursprunge abtrennt und zurückschlägt, dann den Obliquus ext. superficialis in der Mitte seiner Fasern quer durchschneidet und dorsal- wie ventralwärts zurückpräparirt und abträgt, so kommt der Obliquus ext. profundus zu Tage, welcher genau die gleiche Ausdehnung besitzt wie der oberflächliche Obl. ext. Seine Ursprungslinie verläuft geradlinig, man erkennt aber, wenn man ihn auspräparirt, dass in der vorderen Hälfte des Muskels die meisten Fasern von den Rippen entspringen und dadurch werden Zacken gebildet. Hinter der achten Rippe geht der Ursprung auf die Dorsalaponeurose über und wird geradlinig. Die Muskelfasern haben den gleichen Verlauf wie die des oberflächlichen Obl. ext., sie

reichen aber ventralwärts weiter herab, indem sie bis zum lateralen Rande des Rectus verlaufen, in dessen Fasern sie übergehen. Die erste Zacke dieses Muskels entspringt an der ersten Sternalrippe, die letzte an der Dorsalaponeurose über dem vierten Lendenwirbel. In der Mitte des Rumpfes ist dieser Muskel auf Fig. 16 dadurch sichtbar gemacht, dass der Obliq. ext. superficialis im Bereiche eines Körpersegmentes abgetragen ist. Hinsichtlich dieses Muskels bei Crocodilus befinde ich mich mit GADOW im Widerspruch, insofern GADOW ihn als bandförmige Masse beschreibt, von geringerer Ausdehnung als der oberflächliche Muskel. Er entspringt von der Rippe des fünfzehnten Wirbels an nach hinten fortgesetzt, und von der Rippe des zwanzigsten Wirbels an verschmilzt er mit dem oberflächlichen. Diese abweichende Angabe mag ihre Erklärung wohl in den untersuchten Objekten finden. GADOW hat Crocodilus acutus und Alligator mississip. untersucht.

Trennt man auch diesen Obliquus ext. profundus in der Mitte seiner Fasern durch und präparirt ihn dorsal- und ventralwärts ab, so erscheint, nachdem man ihn an Ursprung und Insertion abgelöst und entfernt hat, das Bild, welches auf Taf. IV Fig. 17 dargestellt ist. Hier übersieht man alle übrigen seitlichen Bauchmuskellagen, zum Theil in ihrer ganzen Ausdehnung.

Der Intercostalis externus (ice) nimmt nur einen kleinen Bezirk ein. Er ist nur zwischen den Rippen ausgebildet und erstreckt sich von der Wirbelsäule bis zum Knick jeder Rippe, kommt also der ganzen Länge der dorsalen Rippenschenkel zu. Er ist in seiner dorsalen Hälfte vom Ileocostalis äusserlich bedeckt, und erst von dessen lateralem Rande an kann man ihn auf Fig. 17 erkennen. Seine Fasern verlaufen schräg im Sinne des Obl. externus und erstrecken sich zum Theil von einer zur folgenden Rippe, zum Theil überspringen sie eine Rippe (Intercostalis longus). Am Knick der Rippen hört dieser Muskel mit freiem Rande auf.

Darunter kommt der Intercostalis internus zum Vorschein. Er ist zwischen den ventralen Schenkeln aller Rippen bis zum Sternum hin kräftig entwickelt, seine Fasern verlaufen schräg von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts. Während an den vier hinteren, bis zur ventralen Mittellinie reichenden Rippen alle Muskelfasern von einer zur folgenden Rippe verlaufen, überspringen an den vorderen vier Rippen viele Faserbündel eine Rippe, indem sie über deren innere Fläche glatt weglaufen, und an der ersten Rippe kann man deutlich erkennen, wie hieraus unter Verkümmerung des ventralen Rippenschenkels diese Muskelbündel als Scalares erhalten bleiben. Hinten sind die Verhältnisse anders. Die neunte Rippe ist kürzer als die davor liegende, und dieser Kürze entsprechend ist auch der M. intercostalis int. nur bis zum ventralen Ende der neunten Rippe entwickelt. Dagegen liegt hinter der neunten Rippe eine Muskelplatte, welche vom tiefen Blatt der Fascia lumbodorsalis entspringt und schräg ventral- und kopfwärts verlaufend den Abdominaltheil des Intercostalis internus darstellt (Taf IV, Fig. 17, ici oi). Der Ursprung ist geradlinig, die Fasern inseriren in zwei grossen Zacken, die vordere am hinteren Rande der neunten Rippe, die hintere an einer Sehne, welche vom ventralen Knorpelende der zehnten Rippe zur zweiten Bauchrippe herabverläuft. Diese Muskellage ist

ohne Zweifel aus dem Intercostalis internus hervorgegangen und diesem Muskel zuzurechnen. Bedeutsam ist aber, dass darunter nur ein einziger, letzter, seitlicher Bauchmuskel zum Vorschein kommt, den ich nur als Transversus auffassen kann. Ein Obliquus internus als einheitliche ganze Faserlage, wie er bei Hatteria und Lacerta besteht, fehlt also hier vollkommen.

Trägt man die ganzen knorpeligen Theile der Rippen ab, das sind nicht nur die ventralen Schenkel derselben, sondern auch noch ein Theil ihrer dorsalen Schenkel, so fällt damit der Intercostalis externus und internus fort. Am Lumbaltheil des Rumpfes hat man auch die hier bestehende Fortsetzung des Intercostalis internus, die auf Fig. 17 dargestellten beiden mächtigen Zacken, welche einen grossen platten Muskelbauch darstellen, wegzunehmen: Dann erst kommt die ganze darunterliegende Muskellage zu Tage. Dieselbe ist an vielen Punkten auf Fig. 17 (tr) schon zu sehen. Sie stellt den Musculus transversus dar. Derselbe erstreckt sich von der letzten Halsrippe bis zur Gegend des sechsten Lumbalwirbels. Der Muskel entspringt in Zacken an den ventralen Enden der knöchernen Rippen. Vom ersten Lendenwirbel entspringt er an dem Ende des Querfortsatzes. Von da an geht sein Ursprung dorsal über die Beckenmuskeln und auf das tiefe Blatt der Fascia lumbodorsalis über. Die Fasern des Muskels bilden eine einheitlich geschlossene Lage und verlaufen in der Gegend des Sternum leicht schräg ventral- und kopfwärts, weiter hinten ganz gerade ventralwärts herab. Die Fasern der drei vorderen Zacken inseriren an der dorsalen Fläche des Brustbeins, die hinteren Fasern gehen seitlich vom lateralen Rande des Rectus in eine Aponeurose über, welche auf die Dorsalfläche des Rectus tritt und sich hier bis zur ventralen Mittellinie erstreckt Es entspricht demnach dieser Muskel genau dem auf Fig. 6 dargestellten Transversus von Hatteria, doch erstreckt er sich um zwei Wirbel weiter kopfwärts. Den Ursprung und die Insertion kann man aber von dem Bild von Hatteria vollkommen übertragen. Es ist dabei aber zu beachten, dass bei Crocodilus der Ursprung am Ende der knöchernen Rippe sich findet, während bei Hatteria die knöcherne Rippe viel weiter ventralwärts herabreicht (vergl. Fig. 4 u. 5).

Dorsal vom Ursprunge dieses Transversus liegt bei Crocodilus ein Muskel, der dem Subvertebralis oder Intercostalis internus dors. longus von Hatteria entspricht. Er entspringt aber etwas anders wie dort. Bei Crocodilus (Taf. III, Fig. 14 icid) beginnt der Muskel erst am Ende der Querfortsätze (Rippenträger) der Wirbel, und zwar beginnt der Ursprung mit einer platten Sehne von der vorderen Kante einer jeden knöchernen Rippe an deren ventralem Ende. Diese Sehnenfasern verlaufen schräg kopf- und lateralwärts zur hinteren Kante der davor gelegenen knöchernen Rippe. Lateralwärts gehen die von der Rippe entspringenden Sehnen in Muskelfasern über, und noch weiter lateral entspringen Muskelfasern von der Rippe und verlaufen zur nächst davorgelegenen. Diese Muskellage erstreckt sich genau bis zum Ende der knöchernen Rippe. Auf Fig. 17 icid ist sie in einem Segment dargestellt. Hier wurde der Ileocostalis entfernt, und unter demselben kommt dieser Transversus dorsalis zum Vorschein. Der letztere stellt also einen Intercostalis der knöchernen Rippe dar, dessen Fasern

nahe der Wirbelsäule zu Sehnenzügen rückgebildet sind. Im Bereiche der knöchernen Rippen finden sich hier nur zwei Muskeln: Der Ileocostalis und der Intercostalis int. dorsal. longus, die sich wie Interkostalmuskeln verhalten, nur verlaufen ihre Fasern nicht gekreuzt, sondern in gleichem Sinne schräg, der Ileocostalis weniger schräg als der Intercostal. int. dors. longus.

Der Rectus von Crocodilus ist sehr einfach gebildet und nicht stark entwickelt. Es fehlt ihm völlig eine direkte Beziehung zum Integument, die bei Eidechsen ausgebildet ist. Der Rectus erstreckt sich vom Schwanzende des Sternum nach hinten und endigt als schwacher Muskel schon an der vorletzten Bauchrippe. Von dieser aus setzt sich über die ventrale Fläche des Beckens ein mächtiger, in seinem Faserverlauf dem Rectus zuzurechnender Muskel fort, um mit der ventralen Schwanzmuskulatur in Verbindung zu treten. Diesen Theil kann man als Musc. trunco-caudalis vom übrigen Rectus trennen. Ein Rectus lateralis ist hier nicht ausgebildet.

Ich habe oben schon angeführt, dass der Rectus an seiner ventralen Fläche von einer Aponeurose überlagert wird, welche die Endsehne des Musc. obliq. ext. superficialis darstellt und bis zur ventralen Mittellinie reicht. Diese Aponeurose steht in fester Verbindung mit den Bauchrippen. Letztere sind auch hier dem Rectus eingelagert, aber nur seine oberflächlichen Fasern nehmen Ansatz an ihnen Die Ausdehnung der Bauchrippen entspricht genau der Ausdehnung des Rectus. Es bestehen acht Bauchrippenpaare. Die beiden letzten Paare sind sehr mächtig entwickelt: Das siebente in Folge seiner Beziehung zum Musc. trunco-caudalis, das achte gemäss seiner Verbindung mit dem Becken.

Die Bauchrippen nehmen von vorn nach hinten etwas an Länge zu, und dementsprechend wird der Rectus nach hinten ein wenig breiter. Er stellt eine dünne Muskelplatte dar, an welcher man insofern einen oberflächlichen und einen tiefen Theil unterscheiden kann, als nur die oberflächlichsten Fasern zu den Bauchrippen in Beziehung stehen. Die tieferen Fasern ziehen glatt über die Dorsalfläche der Bauchrippen weg. Dadurch ergiebt sich eine ungleiche Segmentirung in beiden Theilen des Muskels, der aber doch einen einheitlichen Muskel darstellt. Während die oberflächlichen Faserlagen genau den Bauchrippen entsprechend segmentirt sind, ist die Segmentirung der tieferen Fasern eine andere. Die Inscriptionen sind geringer an Zahl als die Bauchrippen und bei dem vorliegenden Exemplar unregelmässig.

In gleichmässiger Weise erstreckt sich der Rectus bis zum siebenten Bauchrippenpaare. Diese Bauchrippe ist so stark ausgebildet, dass an ihr alle von vorn kommenden Rectusfasern sich anheften, es ziehen also keine tiefer gelegenen Fasern über ihre dorsale Fläche hinweg.

Der Musc. trunco-caudalis ist dem Rectus zuzurechnen. Er ist in seinem oberflächlichen Theil auf Fig. 16 (t c) dargestellt. Der ganze Muskel stellt ein concentrisches Fasersystem dar. Die Fasern, welche am weitesten vorn entspringen, inseriren am weitesten hinten und sind die oberflächlichsten. Die tieferen Fasern, weiter hinten entspringend, inseriren weiter vorn. Durch verbindende Faserbündel hängen die einzelnen Portionen zusammen, so dass die Einheit des Muskels gewahrt

wird. Die oberflächlichsten Fasern entspringen an der Aponeurose des Obliquus externus superficialis. Nach vorn erstreckt sich der Ursprung bis in die Gegend der fünften Bauchrippe, dorsalwärts bis zu den Muskelfaserenden des Obliquus ext. superficialis und ventralwärts bis nahe an die ventrale Mittellinie. Wenn man die Muskelfasern genau an ihrem Ursprung ablöst, so sieht man, dass die Aponeurose des Obliq. ext. superf. unverändert darunter liegt, auch weiter ventralwärts zwischen der sechsten und siebenten Bauchrippe. Diese Fasern verlaufen frei über die ventrale Fläche des Beckens zum Schwanz und inseriren im Intermuskularseptum der ventralen Schwanzmuskulatur zwischen dem ersten und zweiten Schwanzsegment.

Die tieferen Fasern entspringen von der siebenten und achten Bauchrippe und verlaufen nach hinten auf die ventrale Fläche des Beckens, wo sie an der Sitzbein-symphyse oder vielmehr seitlich von derselben am Sitzbein inseriren. Dieser ganze Muskel ist äusserst kräftig entwickelt und die beiderseitigen Muskeln umgreifen die Kloakenöffnung, doch ohne sonst irgendwie in Beziehung zu derselben zu treten. Wenn man diesen trunco-caudalis ganz abträgt, so kommt noch ein anderer aus zwei Bündeln bestehender Muskel zum Vorschein, der ebenfalls zu den beiden letzten Bauchrippen in Beziehung steht. Derselbe ist auf Fig. 17 abgebildet. Das eine Bündel dieses Muskels entspringt an dem hinteren Rande der siebenten Bauchrippe in deren ganzer Länge, das andere Bündel geht von der gleichen Stelle und der dorsalen Fläche der achten Bauchrippe aus. Beide Bündel verlaufen lateralwärts und nach hinten über die Ventralfläche des Beckens weg zum Oberschenkel.

Von Crocodilus bleibt noch jener subperitoneale Muskel zu erwähnen, welchen Meckel und in Anschluss an ihn auch Andere als Zwerchfell beschrieben haben. Gegenbaur hat betont, dass das Zwerchfell der Säugethiere nicht von diesem Muskel abzuleiten ist. Ich kann über das Verhalten dieses Muskels nur ungenaue Angaben machen, da er bei dem vorliegenden Exemplar stark verletzt war. Er entspringt als kräftiger Muskelzug vom Processus lateralis pelvis und von da aus an der ventralen Circumferens des Beckens. Seine Fasern verlaufen nach vorn, der Brust zu, und strahlen subperitoneal aus. Das Verhalten ihrer Insertion kann ich nicht angeben. Bekanntlich hat Meckel auch bei Geckonen Andeutungen dieses Muskels gefunden.

Chamaeleo: Von Chamaeleo standen mir sechs ausgewachsene, gut konservirte Exemplare zur Verfügung. Das Thier, welches ich der nachfolgenden Schilderung zu Grunde lege, zeigte hinsichtlich der Rippen folgende Verhältnisse: Der dritte und vierte Halswirbel besitzen je eine lange Rippe, welche nur aus einem dorsalen Schenkel besteht und mit ihrem ventralen knorpeligen Ende sich mit der folgenden Rippe gerade unter deren Winkel verbindet. Diese letztgenannte ist die erste Rippe, welche das Brustbein erreicht. Sie tritt seitlich zum hinteren Ende der kleinen dreieckigen Sternalplatte. Letztere selbst bietet demnach keiner Rippe eine Ansatzstelle. Sie ist aber nach hinten in einen langen Fortsatz fortgesetzt, an welchem fünf Rippenpaare sich ansetzen. Hinter diesen folgen noch sieben Rippenpaare, welche die ventrale Mittellinie erreichen. Die vier folgenden Rippen enden frei, in Fortsetzung

der drei vorderen von diesen, aber getrennt von ihnen findet man ventrale Knorpelspangen, die bis zur ventralen Mittellinie reichen. Hinter den vier frei endenden Rippen folgen noch zwei Lendenwirbel mit kurzen Querfortsätzen, dem dritten ist das Becken angeheftet.

Daraus ergiebt sich, dass zwölf Rippenpaare von der Wirbelsäule bis zur ventralen Mittellinie ausgebildet sind. Sie stellen lange dünne Spangen dar, welche in der Mitte in einem nach vorn offenen Winkel abgeknickt sind. So entsteht ein dorsaler und ventraler Schenkel einer jeden Rippe. Der dorsale Schenkel ist knöchern bis kurz über dem Winkel. Hier geht er in Knorpel über, und der ganze ventrale Schenkel ist ebenfalls knorpelig. Der ventrale Schenkel der ersten, das hintere Ende der Sternalplatte erreichenden Rippe ist viel kräftiger als die folgenden, weil, wie oben erwähnt, an seinem Beginne auch die zwei davor gelegenen Rippen sich mit ihm verbinden. (Vergl. Taf. IV, Fig. 19.)

Das Integument des Chamäleon ist nirgends mit der Rumpfmuskulatur verbunden und man kann es daher sehr leicht, ohne die Muskulatur zu verletzen, abziehen. — Die gesammte Muskulatur ist äusserst zart und dünn, wie bei keinem anderen Reptil, das ich untersuchte.

Nach Abziehen der Haut erkennt man, dass der Ileocostalis (Fig. 18 ic), der genau so weit herabreicht wie die knöchernen Rippenspangen, mit diesen fast die ganze dorsale Hälfte der seitlichen Bauchwand einnimmt. Genau am Uebergang in den Rippenknorpel, also eine kurze Strecke dorsal über dem Rippenwinkel entspringt der Obliquus externus (Fig. 18, oe), der hier einen einfachen Muskel darstellt, nicht einen Superficialis und Profundus unterscheiden lässt. Der Muskel entspringt in Zacken. Die vorderste Zacke geht von der ersten, mit ihrem mächtigen ventralen Schenkel das Ende der Sternalplatte erreichenden Rippe aus. Von da an folgen gleichartig noch 15 Zacken von ebenso vielen Rippen und dahinter im Bereich der beiden letzten Lumbalwirbel entspringt der Muskel von der Fascia lumbodorsalis. Alle Fasern des Muskels verlaufen schräg ventral- und schwanzwärts herunter und erstrecken sich bis fast zur ventralen Mittellinie, indem sie in gleichmässiger Lage über die ventralen Rippenschenkel herabziehen. Die hintersten Fasern verlaufen weniger schräg, fast senkrecht herab und inseriren am Becken.

Um die folgende Muskelschicht zu erkennen, muss man den Obliquus extern. und den Ileocostalis abtragen. Es kommen darunter der Intercostalis externus und internus zum Vorschein. Der Intercostalis externus ist zum Theil vom Ileocostalis bedeckt. Er erstreckt sich nicht nur auf die dorsalen Rippenschenkel. Seine Fasern verlaufen schräg im Sinne des Obliquus externus von einer zur nächstfolgenden Rippe. Vom Rippenwinkel an nehmen seine Fasern einen fast geraden, leicht nach vorn absteigenden Verlauf an und erstrecken sich herab bis zum Rippenende, also zur ventralen Mittellinie. Auf Fig. 18 ist bei ice ein Stück dieses Muskels in einem Metamer dargestellt.

Der Intercostalis internus kommt zum Vorschein, wenn man den ganzen Intercostalis externus vorsichtig entfernt (Fig. 19 ici). Dann erkennt man, dass der Inter-

costalis externus dorsalwärts sich bis zur Ansatzstelle der Rippen an der Wirbelsäule erstreckt. Der Intercostalis int. ist zwischen allen Rippen in ihrer ganzen Länge ausgebildet. In der Lumbalgegend, wo die Rippen kürzer sind, sehen wir, dass die hinterste Portion ihren Ursprung von einem Sehnenband nimmt, welches von der vorderen Kante des Ileum schräg median- und vorwärts zu den Spitzen der Querfortsätze der drei letzten Lumbalwirbel verläuft. Von diesem Band verläuft eine gleichmässige Muskelfaserlage schräg ventral- und kopfwärts und erreicht zum Theil die hintersten Rippen, an deren Hinterrande sie inseriren; zum Theil verlaufen sie bis zur ventralen Mittellinie herab. Der Muskel bildet hier, wie gesagt, eine gleichmässig geschlossene Lage und ist der einzige Obliquus internus abdominis dieser Form. Der gleichmässig von Rippe zu Rippe verlaufende Intercostalis internus beginnt dorsal etwas oberhalb der Mitte der dorsalen Rippenschenkel. Dorsal davon folgt ein Muskel von gleichem Faserverlauf, der Retrahens costarum der Autoren, der Intercostalis internus dorsalis longus. Derselbe ist auf Taf. III, Fig. 13, icid dargestellt, vergl. auch Taf. IV, Fig. 19, icid. Er verhält sich hier wie bei Crocodilus, als wirklicher Interkostalmuskel, da er nicht wie bei anderen Reptilien an den Wirbelkörpern, sondern von den Rippen, und zwar von der vorderen Kante des dorsalen Rippenendes entspringt und schräg lateral- und kopfwärts zur zweitnächsten Rippe verläuft. Dieser Muskel fehlt an den fünf letzten Segmenten vor dem Becken, wo der Quadratus lumborum besteht.

Nimmt man den Intercostalis internus fort, so folgt darunter in der seitlichen Bauchwand nur noch eine einzige Muskellage, der Transversus (Fig. 19 tr). Diesen Muskel erkennt man auch bei Betrachtung von der Innenfläche der Bauchwand (Taf. III, Fig. 13). Eröffnet man das Thier in der ventralen Mittellinie der Länge nach und schlägt die Bauchwand auseinander, so hat man nur die Eingeweide mit der Aorta in toto herauszunehmen und vorsichtig mit einer Pincette das pigmentirte Peritoneum wegzunehmen, um die innerste Bauchmuskellage von den Wirbelkörpern bis zur ventralen Mittellinie zu erkennen. Die Rippen sitzen jedem Wirbel nahe seinem Schwanzende an. Die dorsalen Schenkel verlaufen, wenn man die auseinander geschlagene Bauchwand gespannt hält, schräg lateral- und schwanzwärts und biegen, gegen ihr Ende knorpelig geworden, in rechtem Winkel nach vorn, d. h. kopfwärts und lateralwärts in den ventralen kürzeren Schenkel um, der bis zur ventralen Mittellinie reicht. Subperitoneal liegen hier drei Muskeln dorsoventral übereinander: 1. ein Subvertebralis, 2. der Intercostalis int. dorsalis longus und 3. der Transversus. Zunächst sieht man vom Körper eines jeden Wirbels zwei kleine, aber kräftige Muskelchen zur hinteren Kante der zunächst davor gelegenen Rippe, und zwar zu ihrem dorsalen Anfangsstück, nur eine ganz kurze Strecke einnehmend, verlaufen. Von dem vorderen Drittel eines jeden Wirbelkörpers, und zwar von seiner Vorderfläche, entspringt mit platter Sehne der eine dieser Muskelchen und inserirt, indem seine Muskelfasern weit ausstrahlend lateral- und schwanzwärts verlaufen, in längerer Linie an der hinteren Kante der davor gelegenen Rippe. Seine Insertion beginnt schon am Rippenköpfchen und erstreckt sich etwa 0,5 cm weit am dorsalen Rippenschenkel herab. Dieser

Muskel ist viel kräftiger als der folgende. Dieser zweite Muskel entspringt am hinteren Ende jedes Wirbelkörpers mit einer zarten Sehnenplatte. Die daraus hervorgehenden zarten Muskelfasern bilden einen dünnen, platten Muskelbauch, welcher schräg lateral- und kopfwärts verlaufend, auf die Dorsalfläche des zuerst geschilderten Muskels tritt, um in einer kurzen, etwa 2 mm langen Linie, etwa 3 mm entfernt vom Rippenköpfchen an der hinteren Kante der gleichen Rippe zu inseriren, wie der vorige Muskel. Da man bei der in der Figur wiedergegebenen Lage die Muskeln von der ventralen Fläche aus sieht, so wird die Insertion des letztgenannten Muskels vom erstgenannten bedeckt.

Während diese beiden Muskelchen von den Wirbelkörpern entspringen und an den Rippen inseriren, sehen wir, dass an der vorderen Kante einer jeden Rippe nun ferner, nicht weit vom Rippenköpfchen beginnend und bis zum Ende der Insertion des erstgeschilderten Muskelchens reichend, eine dünne Muskelplatte entspringt, der bereits oben genannte Intercostalis internus dorsalis longus (icid), dessen Fasern gerade dorsoventral, auf der Figur also quer verlaufend über die Mitte des dorsalen Schenkels der davor gelegenen Rippe fortzieht, um an der zweitfolgenden Rippe und zwar auch am dorsalen Schenkel, nahe dessen ventralem Ende und an seiner hinteren Kante zu inseriren. Die Insertion dieses Muskels erstreckt sich bis zur Knorpelgrenze des dorsalen Rippenschenkels. Da dieser Muskel von jeder Rippe ausgeht, so stellt er in seiner Gesammtheit eine aus Zacken bestehende Muskellage dar.

Von der Vorderkante einer jeden Rippe und zwar vom knorpeligen Endabschnitt des dorsalen Schenkels entspringt nun wieder je eine Muskelzacke, deren Fasern ebenfalls einen dorso-ventralen Verlauf nehmen (auf der Abbildung quer). Dies ist der Musc. transversus trunci (Fig. 13, tr). Seine Fasern treten über die Innenfläche des Anfangsstücks des ventralen Schenkels der Rippe, von welcher sie entspringen weg und gelangen zur vorderen Kante des ventralen Schenkels der nächst hinteren Rippe. Damit ist das System des Transversus noch nicht zu Ende. Vielmehr entspringen nun weiterhin wieder Muskelfasern von der hinteren Kante des ventralen Schenkels einer jeden Rippe, und zwar nicht von der ganzen Länge dieses Schenkels, sondern von dem mittleren Drittel seiner Länge. Diese Fasern verlaufen ebenfalls senkrecht dorso-ventral herab bis nahe zur ventralen Mittellinie, wo sie in eine sehr kurze Aponeurose übergehen, die bis zur Linea alba zieht. Ein Theil dieser Fasern, und zwar die dem Rippenwinkel am nächsten entspringenden verlaufen herabsteigend über die Innenfläche des ventralen Endes der nächst hinteren Rippe hinweg. Der Transversus von Chamaeleo unterscheidet sich demnach vom gleichen Muskel anderer Reptilien dadurch, dass seine Muskelfasern dorso-ventral herablaufend ihren durchgehenden Verlauf unterbrechen, indem sie unterwegs an den Rippen Ansatz nehmen.

Der Rectus von Chamaeleo ist von MECKEL, GADOW u. A. als sehr kurzer, vor dem Becken liegender Muskel beschrieben worden. Er besteht hier offenbar in sehr primitivem Verhalten. Auf den ersten Blick scheint er sogar ganz zu fehlen. Untersucht man aber die Muskulatur neben der Linea alba gerade vor dem Becken,

so erkennt man jederseits ein Bündel gerader Muskelfasern, welche von der ventralen Fläche der Sitzbeinsymphyse aus nach vorn verlaufen und an den ventralen abgegliederten Lendenrippenspangen inseriren, von ihnen aber auch weiter nach vorn verlaufen. Diese Fasern gehen gerade verlaufend in die Fasern des Intercostalis ext. und int. über, die zwischen den ventralen Enden der ventralen Rippenschenkel ebenfalls einen ganz geraden Verlauf annehmen. Da diese Rippen bis zur ventralen Mittellinie reichen und an ihrer äusseren Oberfläche nicht von einem Rectus bedeckt sind, wie auch Bauchrippen hier gänzlich fehlen, so müssen wir in den erwähnten gerade verlaufenden Fasern der ventralen Interkostalmuskeln die Elemente erblicken, welche bei anderen Formen den Rectus bilden. Diese Auffassung erhält noch dadurch eine Stütze, dass vom ventralen Ende der zweiten und dritten Rippe hinter der Sternalplatte wieder als Fortsetzung der geraden Intercostales ventrales ein paariges Muskelbündel gerade verlaufender Fasern über die Ventralfläche der Sternalplatte weg nach vorn zum Zungenbein tritt. Sowie also vom Becken her nach vorn ein Rectus in die ventralen Portionen der Interkostalmuskeln sich fortsetzt, so geht auch von den vordersten Interkostalmuskeln ventral ein Muskelkomplex nach vorn zum Zungenbein, der nach Vergleichung mit anderen Reptilien dem System des Rectus zuzurechnen ist. Daraus ergiebt sich die Berechtigung, die ventralen Theile der Interkostalmuskeln als Homologa des Rectus anderer Reptilien aufzufassen, die hier insofern ein primitives Verhalten zeigen, als sie nicht einen selbstständig abgegrenzten Muskelbauch darstellen.

Cyclodus. Bei dieser Form treten hinsichtlich der oberflächlichen Muskellage im ventralen Rumpfbezirk die gleichen Verhältnisse zu Tage, wie sie bei der Eidechse bestehen.

Das Integument ist besonders an der Ventralfläche anders beschaffen als bei Lacerta, insofern nicht quergestellte Bauchschienen, sondern einfache, gleichartige, kleine, dachziegelförmige Schuppen bestehen, welche eine knöcherne Coriumschuppe enthalten. An der Ventralfläche, im Bereiche des Rectus, lässt sich das Integument nur mit Mühe ablösen, weil die oberflächlichen Rectusfasern auch hier mit demselben in Verbindung treten. Der Rectus lässt eine mediale und laterale Portion wie bei der Eidechse erkennen. Die letztere ist unsegmentirt und verläuft vom Becken bis zum hinteren Ende der Sternalplatte, fest dem lateralen Rande der medialen Portion angeschlossen. Hier endigt die mediale Portion zum Theil, ihre lateralen Fasern setzen sich in den Pectoralis major fort, von ihm durch eine sehnige Inscription getrennt. Der laterale Rectus schlägt sich um den lateralen Rand des Pectoralis und verläuft über die ventrale Fläche dieses Muskels nach vorn, um schon hinter einer Linie, welche die Ansatzstellen der beiden vorderen Extremitäten am Rumpfe verbindet, an der Ventralfläche des Körpers im Integument zu endigen. Dieser Rectus lateralis reicht also hier fast ebenso weit nach vorn wie bei der Eidechse. Seine Beziehung zum Pectoralis major und zum Obliquus ext. superficialis ist genau wie bei Lacerta. Es ist also Taf. II, Fig. 8 und 10 (r l) auch auf diese Form zu beziehen.

— Der Obliquus ext. superficialis entspringt auch hier von den knöchernen Rippenenden in Zacken, die erste Zacke an der ersten Rippe, welche das Brustbein erreicht, die hintersten Faserbündel in der Lendengegend entspringen von der Fascia lumbodorsalis. Der Muskel verläuft schräg ventral- und schwanzwärts, und seine Fasern überschreiten noch den lateralen Rectusrand, um dann in eine Aponeurose überzugehen, welche auf der Ventralfläche des Rectus bis zur Linea alba verläuft, aber von den Rectusfasern, welche zum Integument treten, durchsetzt wird.

Der *Obliquus ext. profundus* verhält sich ganz anders, wie bei den übrigen von mir untersuchten Formen (Taf. II Fig. 7 o e p und i c e l). Die vorderste Zacke kommt von der vorletzten Halsrippe und verläuft schräg ventral- und schwanzwärts zum ventralen Schenkel der zweiten Sternalrippe, nahe deren Ansatz am Sternum. Daran schliesst sich eine Zacke, von der letzten Halsrippe entspringend, welche in gleichem Faserverlauf den ventralen Schenkel der dritten Sternalrippe nahe deren Ansatz am Sternum erreicht. Die dritte Zacke, von der ersten Sternalrippe gerade über deren Winkel, bedeckt vom Obliquus ext. superficialis entspringend, tritt in gleichem Faserverlauf zum Theil an das Ventralende der vierten Bauchrippe, *der grösste Theil ihrer zu einer breiten Platte ausgebreiteten Fasern setzt sich aber an den lateralen Rand des Rectus medialis an*, genau *ebenso wie bei Lacerta*. Bei Cyclodus hat aber dieser Muskel hiermit ein Ende, und *es folgen nun Zacken, welche in übereinstimmendem Faserverlauf abwärts nicht zum Rectus verlaufen, sondern mit Ueberspringung von einer oder zwei Rippen an den Ventralenden hinterer Rippen inseriren*. Wir haben also hier an Stelle des geschlossenen Obliquus ext. profundus nur ganz vorn eine Portion aus drei Zacken bestehend, welche genau dem Befund dieses Muskels bei anderen Formen entspricht, die daran schliessenden Zacken aber verhalten sich wie der Intercostalis externus longus, wie er bei Hatteria geschildert und abgebildet wurde, nur insofern verschieden, als diese Lage bei Cyclodus viel kräftiger und gleichmässiger entwickelt ist, wie bei Hatteria. *Dieser Befund ist desshalb bedeutungsvoll, weil er beweist, dass der Obliquus ext. profundus der Reptilien ein Differenzirungsprodukt des Interscostalis ext. darstellt*, und nicht etwa durch Sonderung vom Obliquus ext. superficialis gebildet wird.

Hebt man diesen Intercostalis externus longus, der hier allein den Obliquus ext. prof. vertritt, ab, so erscheint darunter ein in gleichmässiger Lage ausgebildeter *Intercostalis ext. brevis*, der ventralwärts nur bis zum Rippenwinkel reicht und hier mit freiem Rande aufhört (Fig. 7 i c e b).

Bedeckt vom letzteren Muskel liegt der *Intercostalis internus* (Fig. 7 i c i), welcher von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts seine Fasern von einer zur nächstvorderen Rippe verlaufen lässt. Am ventralen Rippenschenkel treten, etwa in der Mitte dieses Schenkels, von seiner vorderen Kante Faserbündel heraus, welche nicht zur nächst vorderen Rippe treten, sondern über deren laterale Fläche weg zum Rectus ventralis verlaufen, um sich mit dessen Fasern zu verbinden.

Sie erreichen die dorsale Fläche des Rectus medialis und treten zu den intermuskularen Bindegewebssepten (Fig. 7 i c v sc.) Dies findet sich bis zum Becken ausgebildet, nur sind in der vorderen Brustregion die zum Rectus verlaufenden Bündel des Intercostalis internus schlanker und länger als weiter hinten, wo sie breitere Platten darstellen. In der Lumbalgegend, wo die drei letzten Rippen rückgebildet sind, stellt der Intercostalis internus wie bei Lacerta einen Obliquus internus dar, welcher ventral so inserirt, dass seine Fasern in den Rectus übergehen.

Nimmt man den ganzen Intercostalis internus fort, so kommt darunter, wie bei Hatteria und Lacerta ein von der ersten Brustrippe bis zum letzten Lendenwirbel sich erstreckender, Obliquus internus zum Vorschein (Taf. III Fig. 15 o i). Derselbe entspringt in Zacken an den knöchernen Rippen, gerade ehe sie in die knorpeligen Rippen übergehen, und die schräg ventral- und kopfwärts verlaufenden Fasern inseriren an den drei vordersten Zacken am Sternum und zwar an der dorsalen Fläche in der Nähe des lateralen Randes. Die Fasern sämmtlicher folgender Zacken gehen, nachdem sie über den lateralen Rectusrand auf die Dorsalfläche dieses Muskels verlaufen sind, in eine Aponeurose über, welche an der Linea alba endigt. Der Uebergang der Muskelfasern in die Aponeurose bildet eine Linie, welche auf dem Rectus medialis nahe dessen lateralem Rande verläuft. Daraus ergiebt sich, dass die Muskelfasern des Obliquus internus über den ganzen Rectus lateralis und noch ein Weniges auf den Rectus medialis herab verlaufen.

Trägt man nun den Obliquus internus ab, so erscheint noch als letzte Muskelschicht der Transversus, der sich genau wie bei Hatteria verhält (Taf. III, Fig. 15 tr). Gerade wie der zuletzt beschriebene Muskel entspringt er in Zacken an den Enden der knöchernen Rippen und inserirt mit dorso-ventral gerade herab verlaufenden Fasern, mit den drei vordersten Zacken an der dorsalen Fläche der Sternalplatte, die hinteren Zacken gehen alle in der gleichen Linie, wie die Fasern des Obliquus internus in eine Aponeurose über, die auf der Dorsalfläche des Rectus medialis bis zur Linea alba verläuft.

Man kann den Transversus am besten von der Innenfläche der Leibeswand aus übersehen und hier erscheinen noch zwei andere Muskeln, auf die hier kurz einzugehen ist.

Der erste liegt dorsal vom Transversus und erstreckt sich von der Ventralfläche der Wirbelkörper bis zum Ende der knöchernen Rippen, so dass seine Insertionszacken in die Ursprungszacken des Transversus eingreifen. Die Fasern dieses Muskels verlaufen von der Wirbelsäule aus schräg lateral- und kopfwärts und bilden eine gleichmässige Muskelplatte, da der Ursprung ein geradliniger ist, der von einer kurzen, von der ventralen Fläche der Wirbelkörper ausgehenden Aponeurose stattfindet. Dieser Muskel stellt den Transversus dorsalis dar (Taf. III, Fig. 15 icid), welchen ich dem Intercostalis internus zurechne, von welchem er eine dorsale lange Portion bildet. Er unterscheidet sich vom gleichen Muskel bei Hatteria dadurch, dass eine jede Faser von ihrem Ursprung bis zur Insertion 2—4 Rippen überspringt, während dort meist nur eine einzige Rippe übersprungen wird.

Ausser diesem Muskel ist noch das Verhalten des Rectus, wie es bei der Betrachtung von dessen dorsaler Fläche hervortritt, zu erwähnen. Man erkennt nämlich, nachdem man den Transversus und Obliquus internus mit ihrer Aponeurose entfernt hat, dass eigentlich drei trennbare Rectusportionen neben einander liegen, d. h. dass der mediale Rectus noch einmal eine mediale und laterale Portion unterscheiden lässt. Gerade vor dem Becken erkennt man jenen dreieckigen Muskel, den ich schon bei Hatteria geschildert habe. Dort entspringt er am Processus lateralis pelvis, und seine divergirenden Fasern, die hinteren fast quer, die vorderen schräg nach vorn verlaufend, inseriren an der Linea alba. Hier bei Cyclodus entspringen die Fasern dieses Muskels nicht nur am Processus lateralis pelvis, sondern von diesem an in einer Linie bis zur Symphyse. In Folge dessen lassen auch seine Fasern einen geraden Verlauf, ähnlich dem der Rectusfasern erkennen. Die lateral entspringenden Fasern ziehen zwar leicht medianwärts nach vorn, und so verschmächtigt sich der platte Muskelbauch nach vorn und endigt in einer Spitze etwa 2 cm vor der Symphyse. Gehört demnach sowohl dem Faserverlauf, als auch dem Ursprung nach dieser Muskel dem Rectus an, dem er auch viel fester angeschlossen ist, als bei Hatteria, so erweist er sich noch mehr als ein Differenzirungsprodukt desselben dadurch, dass von seinem lateralen Rande in der Mitte seiner Länge sich von ihm ein kräftiges Muskelbündel ablöst, welches zum Rectus tretend, in ihm sich nach vorn fortsetzt. Dieses Bündel tritt zu der gerade seitlich von der Mittellinie gelegenen Portion des medialen Rectus. Diese letztere stellt einen regelmässig segmentirten Muskel dar, der bis zum hinteren Ende der Sternalplatte nach vorn verläuft. Seine bindegewebigen Intermuskularsepten setzen sich lateralwärts auf die laterale Portion des medialen Rectus fort; an der Stelle, wo sie auf letztere übergehen, sind sie nur ein wenig nach vorne abgeknickt. Die laterale Portion des medialen Rectus ist es auch, in welche jene Faserbündel des Intercostalis internus sich einsenken.

Vergleichung der verschiedenen Befunde und ihre Bedeutung.

Es sind nur wenige Reptilienformen, welche ich in Vorstehendem hinsichtlich des Verhaltens ihrer ventralen Rumpfmuskulatur geschildert habe. Doch bieten sie, da sie sehr verschiedenen Gruppen entstammen, schon sehr ungleiche Zustände, und es verlohnt sich, dieselben zu vergleichen und auf ihre Bedeutung zu prüfen. Es mag damit eine Grundlage geschaffen sein, sodass sich die übrigen Reptilienformen, deren Untersuchung mich in der nächsten Zeit beschäftigen soll, wohl leicht hier werden einreihen lassen.

Für die seitlichen Bauchmuskeln bietet Hatteria unstreitig die komplizirtesten Verhältnisse, während der Rectus dieser Form relativ einfache Verhältnisse erkennen lässt.

Die seitlichen Bauchmuskeln lassen deutlich sechs Schichten unterscheiden, die sich gleichmässig über den ganzen Rumpf ausgedehnt zeigen. Es sind dies zwei

Obliqui externi (Obl. ext. superficialis und profundus), ein Intercostalis externus, ein Intercostalis internus, ein Obliquus internus und ein Transversus. Dem Intercostalis internus hat man noch einen dorsal an ihn und den Transversus grenzenden, aber doch der ventralen Muskulatur zugehörigen Muskel anzureihen, den Retrahens costarum, den ich als Intercostalis internus dorsalis longus bezeichnet habe. Der Rectus allein nimmt die ventrale Rumpffläche ein. Die dorsale Rumpfmuskulatur erstreckt sich im Ileocostalis sehr weit ventralwärts herab, indem dieser Muskel der Dorsalfläche der dorsalen Rippenschenkel eine beträchtliche Strecke weit auflagert. Dass dieser Muskel der dorsalen Rumpfmuskulatur angehört, beweisen erstens seine Innervation, er wird nämlich von den dorsalen Aesten der Spinalnerven versorgt, und zweitens sein Verhalten beim Uebergang in den Schwanz. Hier sieht man, dass die Seitenlinie des Schwanzes noch vorn weitergeführt auf den ventralen Rand des Ileocostalis übergeht.

An dem ventralen Rande dieses Muskels fängt erst der Zackenursprung des Obliquus ext. an. Der oberflächliche und tiefe Obliquus ext. zeigen eine ganz gleiche Ausdehnung und gleichen Faserverlauf. Sie sind von einander getrennt durch eine sehr zarte Fascie und inseriren in verschiedener Weise: Der oberflächliche verläuft über den lateralen Rand des Rectus weg auf dessen ventrale Fläche und geht hier in eine Aponeurose über. Dabei verläuft er vorn in gleicher Weise über den lateralen Rand des Pectoralis major, der, mit seinem Ursprunge weit nach hinten sich erstreckend, dem lateralen Rectusrande angeschlossen ist. Der Obliquus externus profundus geht mit seiner Insertion direkt in den lateralen Rand des Rectus über, obgleich seine Fasern in einer ganz anderen Verlaufsrichtung auf die Rectusfasern stossen. Vorne im Bereich des Pectoralis geht der Obl. ext. prof. auf die Dorsalfläche des letzteren und erreicht ebenfalls den lateralen Rand des Rectus, um sich mit diesem zu verbinden. Die zwei ersten Zacken inseriren an den ventralen Enden der zwei ersten Rippen.

Bei der Eidechse bestehen die beiden Obliqui externi in der gleichen Weise. Der Ursprung ist, da Processus uncinati fehlen, auf die Rippenspangen selbst übergegangen, und da der Rectus hier komplizirter ist, wird die Insertion des Obl. ext. prof. beeinflusst. Zunächst ist die Sternalplatte weiter nach hinten ausgedehnt als bei Hatteria. Der hier in Betracht kommende Theil des Rectus reicht daher nicht so weit nach vorn, und die vier vordersten Zacken des Obl. ext. prof. inseriren an den ventralen Enden der dritten bis sechsten Rippe. Die folgenden Zacken erreichen auch hier den lateralen Rand eines Theiles des Rectus, aber der Rectus lässt einen Rectus lateralis und medialis unterscheiden Der laterale liegt zwischen den beiden Obliqui externi, d. h. der Obl. ext. profundus geht auf seine Innenfläche über und erreicht den Seitenrand des Rectus medialis, wo er endigt, indem wie bei Hatteria seine Fasern in die Rectusfasern übergehen, trotz der ganz verschiedenen Verlaufsrichtung der Muskelfasern. Die Beziehung zum Pectoralis major ist bei den Obliq. externi der Eidechse die gleiche wie bei Hatteria: der Obl. ext. superf. geht über die Aussenfläche, während der Obl. ext. profundus auf der Innenfläche des Pectoralis

herabläuft. Bei Crocodilus bestehen ebenfalls die beiden Obliqui externi. Ihr Ursprung ist nur insofern anders, als Processus uncinati hier nicht bestehen, und der Ileocostalis sich weiter ventralwärts heraberstreckt als bei Hatteria, besonders in der vorderen Rumpfhälfte. Der Obl. ext. superficialis entspringt nicht an den Rippen, sondern an einer oberflächlichen Fascie, welche die Aussenfläche des Ileocostalis überzieht, und deren Fasern die gleiche Verlaufsrichtung wie die Muskelfasern des Obl. ext. zeigen. Zu bemerken ist, dass die knöchernen Rippen gerade so weit sich erstrecken wie der Ileocostalis und an dessen ventralem Rande in die Rippenknorpel übergehen. An diesem Uebergang liegt genau die Ursprungslinie des Obliquus ext. superficialis. Ventralwärts geht dieser Muskel ebenfalls in eine Aponeurose über, aber bevor er den lateralen Rand des Rectus erreicht. Die Aponeurose geht auch hier wie bei Hatteria und Lacerta auf die ventrale Fläche des Rectus über. Am auffallendsten ist das ganz andere Verhalten des Obliquus ext. superf. zum Musc. pectoralis, insofern dieser Muskel der Aussenfläche jenes Muskels aufgelagert ist und ihn bis zur Rumpfmitte bedeckt. Auf der Abbildung (Fig. 16) ist der laterale Rand des Pectoralis leicht heruntergezogen, um den Obl. ext. superf. in seinem Ursprung wenigstens zu zeigen. Ferner wird der Muskel resp. seine Insertions-Aponeurose im Bereich der vier hintersten Rumpfsegmente vom Musc. trunco-caudalis überlagert, der bei Hatteria und Lacerta fehlt. Der Obl. ext. prof. entspringt an den Enden der knöchernen Rippenspangen in Zacken, genau in der gleichen Linie, wie der Obliq. ext. superficialis, dessen Ursprung ihn bedeckt. Seine Fasern erreichen in gleich schräger Verlaufsrichtung, wie die des Superficialis, den lateralen Rectusrand, wo sie genau, wie bei Hatteria und Lacerta mit ihm sich verbinden Den interessantesten Befund der beiden Obliqui externi bietet Cyclodus dar. Hier ist ein oberflächlicher Obliquus genau wie bei Hatteria und Lacerta ausgebildet. Der Obliquus ext. prof. aber ist nur in drei vorderen Zacken entwickelt, die sich genau in Ursprung und Insertion verhalten wie die drei vorderen Zacken dieses Muskels bei Lacerta. Die Insertion der dritten Zacke findet sich am lateralen Rand des Rectus medialis, mit dessen Fasern sich die Obliquus externus - Fasern durchflechten. Während aber bei Lacerta von da an bis zum Becken ein kontinuirlicher Muskelbauch zum lateralen Rectusrande tritt, ebenso wie bei Hatteria und Crocodilus, endigt der Obliquus ext. prof. bei Cyclodus mit dieser dritten Zacke, und von hier an setzt er sich kontinuirlich in den Intercostalis externus longus fort. Beim Chamäleon besteht nur ein einziger Obliquus externus, welcher wie bei der Eidechse in Zacken von den Rippen entspringt. Seine Fasern ziehen schräg ventral- und schwanzwärts herab bis fast zur ventralen Mittellinie, da hier der Rectus als selbstständiger Muskel kaum ausgebildet ist.

Bei den beschriebenen Reptilienformen fanden wir zwei Obliqui externi, einen oberflächlichen und einen tiefen. Der tiefe war bei Cyclodus unvollständig ausgebildet, setzte sich nach hinten in den Intercostalis externus longus fort. Bei Chamaeleo besteht aber überhaupt nur ein einziger Musc. obliquus externus. Fragen wir, welchem der beiden Obliqui ext. der übrigen dieser homolog ist, so stehe ich nicht

an, ihn dem oberflächlichen gleich zu setzen, in Folge des Verhaltens seiner vorderen Ursprungszacken. Der Obliquus ext. profundus erstreckt sich, wo zwei Obl. ext. bestehen, immer einige Segmente weiter nach vorn. Seine ersten Zacken kommen von den Halsrippen und inseriren an den ventralen Schenkeln der ersten Rippen, nahe an ihrer Ansatzstelle am Sternum. Die vorderste Zacke des oberflächlichen Obl. ext. entspringt an der ersten das Sternum erreichenden Rippe und zieht frei über die folgenden Rippen hinweg, um in eine, die Ventralfläche des Rectus deckende Aponeurose überzugehen, die sich bis zur ventralen Mittellinie erstreckt. Die erste Zacke des einzigen Obl. ext. bei Chamaeleo entspringt nun ebenfalls an der ersten wahren, das Brustbein erreichenden Rippe und endigt, frei über die folgenden Rippen wegziehend, in der ventralen Mittellinie, in deren unmittelbarer Nähe die Muskelfasern erst in eine Aponeurose übergehen. Auch dies Verhalten an der Insertion, welche der Muskel seiner ganzen Länge nach erkennen lässt, spricht dafür, dass er dem oberflächlichen Obl. ext. der anderen Formen homolog ist, denn der tiefe Obl. ext. geht stets in den Rectus an dessen lateralem Rande über. Wenn auch bei Chamaeleo, wie wir sehen, ein selbstständiger Rectus nur ganz hinten vor dem Becken besteht, so habe ich doch oben schon angeführt, dass in den ventralsten Faserportionen der Interkostalmuskeln die Elemente des Rectus der anderen Formen enthalten sein müssen, und über diese zieht der Obl. ext. von Chamaeleo ebenso weg, wie der oberflächliche Obl. ext. über den Rectus bei anderen Formen weg verläuft. Aus allen diesen Gründen muss man den bei Chamaeleo bestehenden Obliquus ext. für homolog dem Obliquus ext. superficialis der anderen beschriebenen Formen halten. Es fällt nun damit bei Chamaeleo eine Muskellage weg, welche bei anderen besteht, und es drängt sich die Frage auf, ob es sich hier um einen einfachen Ausfall handelt, oder ob in anderen Muskeln die Elemente des Obliq. ext. prof. enthalten sind, und dieser Muskel hier bloss sich nicht selbstständig differenzirt hat. Darauf kann erst eingegangen werden, wenn wir die übrigen Bauchmuskeln bei den verschiedenen Formen verglichen haben.

Die unter den Obliqui externi befindliche Muskellage wird durch die Musculi intercostales externi dargestellt. Diese sind nun bei Hatteria wiederum am komplizirtesten ausgebildet. Sie beginnen hier an der Rippe des vorletzten Halswirbels und sind von da an zwischen allen Rippen bis zum Becken ausgebildet. Ihr dorsaler Beginn ist nicht leicht zu finden, weil sie kontinuirlich dorsalwärts in den Ileocostalis übergehen. Ihr Faserverlauf ist an den dorsalen Rippenschenkeln schräg im Sinne des Obliquus externus, an den ventralen Schenkeln wird er mehr gerade. Wir konnten an den dorsalen Rippenschenkeln einen Intercostalis externus longus und brevis unterscheiden von der ersten bis zwölften Rippe. Der kurze bildet eine gleichmässige Lage von Rippe zu Rippe verlaufender Fasern, der lange besteht nur in der Mitte der dorsalen Schenkel, wo die oberflächlicheren Fasern des Muskels immer über eine Rippe wegverlaufen und erst an der zweitfolgenden Rippe inseriren. Während so bei Hatteria dieser Muskel über die ganze Länge sämmtlicher Rippen ausgedehnt ist, zeigt er sich bei anderen Formen beschränkter entwickelt.

Bei Lacerta sehen wir ihn genau der Ausbildung der Rippen folgend, d. h. am Brusttheil, wo die langen bis zum Brustbein verlaufenden Rippen sich finden, ist er fast bis zum sternalen Rippenende ausgebildet. An den Rippen der Lendenwirbel erstreckt er sich nur bis zum Ende dieser Rippen. Dies ist besonders hervorzuheben, weil wir sehen, dass der Intercostalis internus sich ganz anders verhält. Bei Crocodilus ist der Intercostalis externus auf eine Strecke der dorsalen Rippenschenkel beschränkt und zwar beginnt er am ventralen Rande des Ileocostalis, d. h. am Ende der knöchernen Rippe und endigt mit freiem Rande am Rippenwinkel, wo unter ihnen der Intercostalis internus zum Vorschein kommt. Man hat auch hier wie bei Hatteria einen Intercostalis externus longus und brevis zu unterscheiden. Dieser Muskel beschränkt sich auch auf neun Rippen, am Lumbaltheil der Wirbelsäule bildet er den Musc. quadratus lumborum. Bei Cyclodus ist der Intercostalis ext. sehr kräftig entwickelt. Besonders der longus, da dieser wie oben angeführt, auch die Fasern enthält, welche bei Lacerta, Hatteria und Crocodilus zum Aufbau des Obliquus ext. prof. verwandt werden.

Beim Chamäleon ist dieser Muskel sehr ausgebreitet entwickelt, denn er findet sich zwischen sämmtlichen Rippen in ihrer ganzen Länge. Man kann aber keinen Intercostalis ext. longus und brevis unterscheiden, sondern er besteht nur als brevis. Die dorsalen Fasern sind vom Ileocostalis zum Theil bedeckt. Am dorsalen Rippenschenkel verlaufen die Fasern schräg nach hinten absteigend, vom ventralen Schenkel verlaufen sie gerade, dann nach vorn ansteigend und nahe bei der ventralen Mittellinie wieder ganz gerade.

Demnach ist der Intercostalis externus bei Hatteria am komplizirtesten, bei Chamaeleo aber am weitesten ausgebreitet, wenn auch sehr einfach in seinem Verhalten. Bei Cyclodus ist er am kräftigsten, weil er das Material des Obliquus ext. prof. enthält. Bei Hatteria erreicht er, wie die Ridpen, nicht die ventrale Mittellinie, weil die Rippen seitlich von lezterer mit den Bauchrippen sich verbinden, zwischen welchen der Rectus ausgebildet ist.

Der Intercostalis internus zeigt bei allen untersuchten Formen ein sehr komplizirtes Verhalten. Bei Hatteria stellt er die vierte Schicht der seitlichen Bauchmuskulatur dar. Er beginnt an der Wirbelsäule, und zwar entspringen die am meisten dorsal gelegenen Fasern an einer Aponeurose von der Vorderfläche der Wirbelkörper und inseriren an der hinteren Kante der dorsalen Rippenschenkel nahe deren Köpfchen. Die Insertion dieser Portion erstreckt sich etwa über ein Drittel der Länge des dorsalen Rippenschenkels. Es ist dies der Musc. retrahens costarum der Autoren. Genau an den freien Rand dieses Muskels schliesst sich, so dass er in der gleichen Fläche dessen unmittelbare Fortsetzung bildet, der eigentliche Intercostalis internus an, der von Rippe zu Rippe verlaufend aus schräg im Sinne des Obliquus internus gerichteten Fasern besteht. Dieser Intercostalis internus brevis setzt sich gleichmässig bis zum ventralen Ende der Rippen fort. In der Nähe des Rippenwinkels bildet noch eine Faserlage von diesem Muskel einen Intercostalis internus longus, insofern eine Anzahl von Fasern, über die Innenfläche einer Rippe wegverlaufend, erst an der zweitfolgen-

den Rippe inserirt. Am ventralen Rippenende treten die Fasern dieses Muskels in Verbindung mit dem Rectus. Der ventrale Ast der Spinalnerven verläuft am Brustabschnitt des Rumpfes ausserhalb dieses ganzen Muskels, also zwischen ihm und dem Intercostalis externus.

Bei Crocodilus finden wir in mehrfacher Beziehung andere Verhältnisse des Intercostalis internus, als bei Hatteria. Der dorsale Anfang des Muskels findet sich nicht so, dass seine Fasern mit einer Aponeurose von der Ventralfläche der Wirbelkörper entspringen, sondern dieselben beginnen erst weiter lateral an den Rippen selbst und stellen einen Intercostalis internus longus dar, insofern sie immer eine Rippe überspringend an der zweitfolgenden Rippe inseriren, schräg ventral-, lateral- und kopfwärts verlaufend. Sie erreichen das Ende der knöchernen Rippe. Dieser Befund bei Crocodilus giebt die Berechtigung, den Retrahens costarum als einen dorsalen Theil des Intercostalis internus aufzufassen. Als kontinuirliche Fortsetzung des letztgenannten Muskels erscheint der Intercostalis internus brevis, von einer zur folgenden Rippe verlaufend und bis zum ventralen Rippenende gleichmässig ausgebildet. Von Interesse ist das Verhalten dieses Muskels am Lumbalabschnitt, wo er unter Reduktion der Rippen zwar nicht eine gleichmässige Muskellage bildet, wohl aber mittelst zweier grosser Zacken inserirt, während sein Ursprung auf das tiefe Blatt der Fascia lumbodorsalis übergegangen ist. In dem ganzen Bereich, wo der Muskel von der Fascia lumbodorsalis entspringt, fehlt der Intercostalis internus dorsalis longus, ein weiteres Moment, das für die Zugehörigkeit dieses Muskels zum Intercostalis internus spricht. Die Lumbalportion des Intercostalis internus ist hier besonders beachtenswerth, weil er den einzigen Obliquus internus von Crocodilus darstellt. Das Verhalten dieses Muskels bei Crocodilus ist wohl das einfachste Verhalten, welches bei den hier untersuchten Reptilien besteht. Das Verhalten seiner dorsalen Portion war der Grund, warum ich diesen Muskel dem Intercostalis internus zurechne. Der bei Hatteria bestehende Zustand, wo wir den Ursprung besagter Muskelportion auf die Wirbelkörper übergreifen sehen, betrachte ich als durch Muskelwanderung zu Stande gekommen. Bei Chamaeleo ist hierauf zurück zu kommen.

Bei der Eidechse bestehen hinsichtlich des Intercostalis internus die gleichen Verhältnisse wie bei Hatteria. Ein Unterschied ist nur erkennbar in der Lumbalgegend des Rumpfes, wo er sich über die Rippenenden ventralwärts als einheitliche Muskellage fortsetzt und so zur Bildung eines oberflächlichen Obliquus internus abdominis führt, unter dem noch ein zweiter Obliquus internus trunci sich findet. Das ventrale Ende des Intercostalis internus ist bei Lacerta, wegen der kürzeren Rippen anders als bei Hatteria, von den Rippenenden setzt er sich als Musculi scalares ventralwärts fort und tritt zu den Inscriptiones tendineae des medialen Rectus. Diese Beziehung zum Rectus behält auch die lumbale Portion, welche den oberflächlichen Obliquus internus abdominis bildet.

Beim Chamäleon ist der Intercostalis internus sehr gleichmässig, der ganzen Ausdehnung der Rippen entsprechend, bis zu deren ventralem Ende ausgebildet. Am dorsalen Theil der Rippen nahe der Wirbelsäule ist er komplizirter in seinem Verhalten. Zunächst schilderte ich vom Wirbelkörper zu den Rippen verlaufend zwei Muskelchen, welche als Differenzirungen eines einzigen sich ergeben, wenn man die hintersten Brustwirbel untersucht, wo sie thatsächlich noch einen Muskel darstellen. Diese Muskelchen rechne ich dem Intercostalis internus zu. Eine kleine Strecke davon beginnt ein Intercostalis internus, welcher vom Köpfchen einer jeden Rippe an eine Strecke weit vom dorsalen Rippenschenkel entspringt und schräg lateral-, ventral- und kopfwärts verläuft, um, die nächste Rippe überspringend, an der übernächsten zu inseriren. Genau an dem ventralen Rand dieser Portion, die man als Intercostalis internus dorsalis longus bezeichnen kann, schliesst sich der einfache Intercostalis internus brevis an, welcher bis zur ventralen Mittellinie gleichmässig, ohne jede weitere Komplikation ausgebildet ist.

Der Zustand des dorsalen Intercostalis internus bei Chamaeleo stellt einen Zwischenzustand zu den Befunden bei Hatteria und Crocodilus dar. Es fragt sich nur, welche von beiden Formen den Ausgangspunkt bildet. Ich halte den Befund bei Crocodilus für den primitiven aus den folgenden Gründen. Dadurch, dass der kurze Intercostalis internus sich unmittelbar an den dorsalen Muskel anschliesst, stellt er seine direkte Fortsetzung dar. Da ferner im weiteren Verlauf des Muskels ventralwärts ebenfalls längere, eine Rippe überspringende Faserkomplexe auftreten, die wir als Intercostalis internus longus betrachten mussten, wird die Zugehörigkeit des dorsalen Muskels zu diesem System erwiesen. Es ist in diesem Falle bei Crocodilus der dorsale Muskel ein reiner Interkostalmuskel, weil alle seine Fasern von Rippen entspringen und an Rippen inseriren, und darin muss das primitive Verhalten erblickt werden. Wenn weiter dorsalwärts Fasern Beziehungen zu den Wirbelkörpern eingehen, insofern sie an denselben ihren Ursprung nehmen, so muss dies Uebergreifen als ein sekundärer Erwerb, eine sekundäre Ausbreitung dieses Muskels aufgesfasst werden. Bei Chamaeleo hat dieser Vorgang begonnen und ist in gewissem Sinne sogar weit fortgeschritten, da die vertebrale Ursprungsportion sich in zwei Muskelbündelchen gesondert hat. Bei Hatteria aber ist dieser Prozess weiter gediehen, insofern der vertebrale Ursprung sich gleichmässig ausgedehnt hat und mit den von den Rippen entspringenden Fasern eine einheitliche Muskelplatte bildet.

Der Lumbaltheil des Intercostalis internus zeigt auch bei Chamaeleo Besonderheiten. Er entspringt zwar nicht wie bei Crocodilus an der Fascia lumbodorsalis, aber an einem sehnigen Band, welches vom Ileum zu den Querfortsätzen der letzten Lendenwirbel und zur letzten Rippe verläuft. Genau dieser Ursprungsportion in der Ausdehnung entsprechend, fehlt auch hier der Intercostalis internus dorsalis longus. Die lumbale Portion des Intercostalis internus, welche von dem erwähnten Sehnenband entspringt, bildet mit schräg ventral- und kopfwärts verlaufenden Fasern den einzigen Obliquus internus dieser Form. Er bildet unter Fehlen der Rippen einen gleichmässig platten Muskelbauch. Man muss ihn aber nothwendig, seiner Lage und

dem Faserverlauf nach, dem Intercostalis internus zuzählen, dessen direkte Fortsetzung er darstellt. Der Befund hier ist im Vergleich zu dem bei Crocodilus ein fortgeschrittener; denn während man bei Crocodilus noch deutlich an der Insertion, die in zwei grossen Zacken stattfindet, den interkostalen Charakter des Muskels erkennt, ist dieser bei Chamaeleo verschwunden. Hier bildet der Muskel eine gleichmässige Platte, weil die von den ventralen Enden der letzten Rippen herab verlaufenden Ligamente, welche bei Crocodilus bestehen, nicht mehr vorhanden sind. Damit wird der Muskel einheitlich und verläuft bis nahe zur ventralen Mittellinie, wo seine Fasern eine fast gerade Verlaufsrichtung annehmen. Hierdurch erhält dieser Muskel bei Chamaeleo auch Beziehungen zum Rectus.

Vom Intercostalis internus führe ich hier noch besonders an, dass bei allen Formen die Fasern, welche zwischen den ventralen Rippenschenkeln angeordnet sind, ventralwärts allmählich einen geraden Verlauf, gleich den Muskelfasern des Rectus, annehmen. Ferner erkennt man, dass bei verschiedenen Formen in ungleicher Weise direkte Uebergänge dieses Muskels in den Rectus bestehen. Bei einigen Formen schliessen sich die kurzen Intercostalis internus-Fasern direkt dem Rectus an, sodass eine scharfe Grenze nicht erkennbar ist, so bei Hatteria, Crocodilus. Bei anderen Formen, Lacerta und Cyclodus, die auch in der Litteratur mehrfach beschrieben sind, formiren die Intercostalis internus-Fasern in der Nähe des ventralen Endes der Rippen Bündel lange, eine Rippe überspringender Fasern, welche sich unmittelbar dem Rectus anschliessen und in ihn übergehen (Intercostales scalares, Schneider). Diese Verhältnisse sind weiterhin bei der Vergleichung der Befunde des Rectus, vor allem aber bei der Vergleichung der Bauchmuskulatur der Reptilien mit derjenigen der Amphibien, genauer zu berücksichtigen.

Die fünfte Muskelschicht der seitlichen Bauchmuskeln von Hatteria wird durch den Musculus obliquus internus dargestellt. Dieser besteht nicht bei allen Form enin der gleichen Ausdehnung. Hier stellt er eine, die ganze Länge des Rumpfes einnehmende, gleichmässige Muskellage dar, welche am dorsalen Rippenschenkel gerade über dem Rippenwinkel in Zacken entspringt und, schräg ventral- und kopfwärts verlaufend, in eine Aponeurose übergeht. Letztere überzieht die dorsale Fläche des Rectus. Die vorderste Zacke kommt von der ersten Rippe, die hinterste von der letzten Lenden-Rippe. Bei der Eidechse ist dieser Muskel ebenso ausgebildet.

Bei Chamaeleo fehlt er völlig, ebenso bei Crocodilus.

Statt dessen sehen wir, dass bei letzteren am Lumbaltheil Besonderheiten des Intercostalis internus bestehen, wodurch hier ein Obliquus internus gebildet wird, der aber keineswegs mit dem gleichbenannten Muskel von Hatteria homolog ist, vielmehr dem Intercostalis internus zugehört, wo er auch schon besprochen wurde (Quadratus lumborum Gadow's). Wir sehen also, dass hinsichtlich des Obliquus internus bei den untersuchten Formen zwei Zustände bestehen, welche nicht ohne Weiteres auf einander beziehbar sind. In der einen Reihe findet sich innerhalb des am ganzen Rumpfabschnitt des Körpers ausgebildeten Intercostalis internus ein selbstständiger, ebenso ausgedehnter Obliquus internus. Hierbei ist zu bemerken, dass der Inter-

costalis internus, entsprechend der Ausbildung der Rippen bis zum Becken gleichmässig besteht. Dieser Zustand findet sich bei Hatteria ganz ausgesprochen, ähnlich auch bei Lacerta, doch ist hier ein Unterschied bemerkbar, insofern die Lumbalrippen nicht bis zur ventralen Mittellinie reichen, während der Intercostalis internus, über die Rippen hinaus ausgebildet, eine gleichmässige Muskellage darstellt.

In der zweiten Reihe (Chamaeleo, Crocodilus) fehlt ein eigentlicher Obliquus internus, der über den ganzen Rumpf innerhalb des Intercostalis internus ausgebildet wäre, und wir sehen, dass ein Obliquus internus nur dadurch entsteht, dass der Intercostalis internus am Rumpf in einem Thorakal- und Lumbalbezirk verschieden ausgebildet ist. Nur am Thorakaltheil ist er wirklich Interkostalmuskel, am Lumbalabschnitt ist er unter Reduktion der Rippen zum einzigen Obliquus internus geworden. Bei Crocodilus lässt er sein Verhalten als ursprünglicher Interkostalmuskel noch erkennen, bei Chamaeleo ist er eine gleichmässige Muskelplatte geworden.

Es bleibt noch die sechste seitliche Bauchmuskelschicht von Hatteria zu besprechen, das ist der Transversus.

Ueber diesen ist nur wenig zu sagen. Er findet sich bei allen untersuchten Formen mit Ausnahme von Chamaeleo in gleicher Weise ausgebildet. Er entspringt bei allen am unteren Abschnitt des dorsalen Rippenschenkels, also gerade dorsal vom Rippenwinkel, in Zacken und die Fasern laufen alle in dorso-ventraler Richtung abwärts, um nahe der ventralen Mittellinie in eine Aponeurose überzugehen, die an jener Linie endigt. Er erstreckt sich von der ersten Sternal-Rippe bis zum Becken, und liegt direkt ausserhalb des Peritoneum. Bei Chamaeleo ist der Transversus insofern anders ausgebildet, als seine dorso-ventral herab laufenden Fasern nicht glatt zur Insertion durch verlaufen, sondern unterwegs an Rippen inseriren und von da weiter zu ihrer Aponeurose verlaufen. Der Transversus erscheint dadurch hier als ein segmentirter Muskel.

An die Muskeln der seitlichen Bauchwand schliesst sich ventral, die ventrale Rumpfmuskulatur abschliessend, das System des Rectus an, das wieder sehr verschieden ausgebildet ist. Wohlausgebildet, aber von einfachem Verhalten, zeigt sich dieser Muskel bei Hatteria. Durch das Bestehen einer Sternalplatte wird dieser Muskel in zwei Abschnitte zerlegt; einen prästernalen und einen poststernalen. Der prästernale ist sehr vielseitig differenzirt, dadurch, dass er Beziehungen zum Schultergürtel, Zungenbeinapparat und Unterkiefer eingeht. Auf diesen, aus dem Rectus sich differenzirenden Muskelkomplex will ich hier nicht weiter eingehen. Die poststernale Portion ist der eigentliche Rectus, von dem allein hier die Rede sein soll. Dieser Rectus zeigt bei Hatteria die Bauchrippen eingelagert und wird dadurch in zwei Lagen gesondert, die aber doch unmittelbar zusammenhängen. Er erstreckt sich vom Becken bis zum Schwanzende des Sternum. Die Bauchrippen liegen nur zwischen seinen oberflächlichen Fasern, die tieferen ziehen frei über diese Rippen weg, bilden aber doch einen segmentirten Muskel, der aus halb so vielen, doppelt so langen Segmenten wie der oberflächliche Theil besteht. Dies beruht darauf, dass doppelt so viele Bauchrippen wie wahre Rippen bestehen, und die tiefere Rectuslage eine Meta-

merie, genau den wahren Rippen entsprechend, zeigt. Ausser diesem einfachen Rectus, der nur durch die Beziehung seiner oberflächlichen Fasern zu den Bauchrippen die Andeutung einer Sonderung zeigt, besteht bei Hatteria noch ein ganz in der Tiefe gelegener, dreieckiger, sehr kräftiger Muskel, welcher vom Processus lateralis des Beckens entspringend, mit radiär divergirenden Fasern nach vorn und medialwärts zur Linea alba tritt, wo er mit dem anderseitigen Muskel sich in einer Raphe verbindet. Er erstreckt sich nach vorn bis zur 15. Bauchrippe. Dieser Muskel ist nicht ganz in sich abgeschlossen; es gehen vielmehr vom Processus lateralis pelvis aus Fasern des Muskels direkt nach vorn zu den ventralen Enden der letzten Rippe, die von hier aus auch mit dem Rectus sich verbinden. Der eigentliche vorher genannte poststernale Rectus zeigt ferner Beziehungen zu anderen Muskeln: erstens zu dem Obliq. externus profundus und zweitens zu den Interkostalmuskeln. Während die oberflächlichen Rectusfasern ganz gerade verlaufen, zeigen die tiefen, welche nicht zu den Bauchrippen in Beziehung stehen, einen leicht schrägen Verlauf, derart, dass die lateralen Fasern schräg nach vorn und medianwärts gerichtet sind, während die dicht zur Seite der Medianlinie gelegenen Fasern gerade verlaufen. In die schrägen, tiefen, lateralen Fasern gehen Bündel des Intercostalis internus in der Weise über, dass sie in jedem Segment an die Inscriptiones tendineae treten. Es findet dies aber nicht am lateralen Rectusrande statt, sondern etwa in der Mitte seiner Gesammt-Breite. An den lateralen Rand treten die Fasern des Obliquus externus profundus, welche trotz ihrer verschiedenen Verlaufsrichtung doch mit den Rectusfasern sich verflechten. Eine weitere Beziehung des Rectus, welche bei einigen Formen stärker ausgebildet ist, finden wir bei Hatteria nur angedeutet. Dies ist die Verbindung mit dem Integument. Die oberflächlichsten Fasern, welche mit den Bauchrippen verbunden sind, stehen auch in Verbindung mit dem Integument, da die Bauchrippen mit diesem fest verwachsen sind. Liegen doch diese Rippen immer genau an der Grenze zwischen zwei Bauchschuppenreihen.

Der Rectus der Eidechse ist komplizirter, es ist hier ein beträchtlicher Muskel ausgebildet, der bei Hatteria gänzlich fehlt. Wir müssen darum bei Lacerta einen Rectus medialis und lateralis unterscheiden. Der Rectus lateralis fehlt bei Hatteria.

Die beiden Portionen hängen vom Becken bis zum hinteren Sternalende fest zusammen. Am Sternalende endigt die mediale Portion, wie der ganze Rectus bei Hatteria. Der Rectus lateralis der Eidechse aber setzt sich weiter nach vorn fort, indem er der Ventralfläche des Pectoralis aufliegt, während er seinerseits vom Obliquus externus superficialis überlagert wird. Die Grenzlinie zwischen Rectus medialis und lateralis ist deutlich zu erkennen, wenn man den letzteren von seinem lateralen Rande aus ablöst. Dann erkennt man, dass der Obliq. ext. prof. wie bei Hatteria in einer Linie sich mit dem Rectus verbindet. Diese Linie stellt die Grenze zwischen beiden Rectusportionen dar, wie sie der lateralen Grenze des gesammten Rectus bei Hatteria entspricht. Bekanntlich fehlen bei der Eidechse die Bauchrippen. Wir sehen aber nun, dass die oberflächlichen Rectusfasern auch ohne

Bauchrippen Beziehungen zum Integument, und zwar direktere als bei Hatteria, eingehen. Dies erkennt man daran, dass an den Bauchschienengrenzen bei der Eidechse die oberflächlichen Rectusfasern Insertion an der Lederhaut nehmen, und zwar sowohl die Fasern des lateralen wie die des medialen Rectus. Hierdurch wird, ähnlich wie bei Hatteria durch die Bauchrippen, eine Komplikation in der Segmentirung des Rectus zu Stande gebracht, die sich indess auf die oberflächlichen Fasern beschränkt. Man kann daher bei Lacerta an dem Rectus medialis eine oberflächliche und tiefe Portion unterscheiden, die aber kontinuirlich zusammenhängen. Der Rectus lateralis von Lacerta zeigt die Beziehung zum Integument in noch höherem Maasse als der mediale Muskel, welcher besonders an seinem vorderen Ende, in der Halsgegend, geradezu als Hautmuskel endigt. — Der in der Tiefe vor dem Becken ausgebildete, dreieckige Muskel, der bei Hatteria am Processus lateralis pelvis entspringt und, mit radiär aus strahlenden Fasern kopf- und medianwärts verlaufend, an der Linea alba inserirt, findet sich bei Lacerta in der gleichen Weise.

Bei C y c l o d u s gleicht der Rectus dem Verhalten bei Lacerta. Auch hier ist ein Rectus lateralis und medialis vorhanden. Der laterale liegt der Ventralfläche des Pectoralis auf (GADOW). Von dem tiefen dreieckigen, vor dem Becken gelegenen Muskel (Pyramidalis der Autoren) geht ein Bündel nach vorne weiter, und zwar von dessen lateralem Rande aus. Es setzt sich bis zum Sternum fort und stellt den von GADOW als Rectus internus beschriebenen Muskel dar. Die Verbindung mit dem Integument ist genau wie bei Lacerta, obgleich bei Cyclodus statt der Schienen Schuppen bestehen.

Während wir bei Lacerta und deren Verwandten eine Differenzirung des Rectus durch dessen Beziehung zum Integument eintreten sahen, finden wir den Rectus von Crocodilus nach anderer Richtung umgebildet. Der vom Sternum zum Becken reichende Rectus ist schwach ausgebildet und entbehrt trotz der ihm eingelagerten Bauchrippen gänzlich der Beziehung zum Integument. Ein Rectus lateralis ist hier nicht entwickelt, dagegen fanden wir den Pectoralis stark nach hinten ausgedehnt und auffallender Weise, im Gegensatz zu den Befunden bei Lacerta und Hatteria, auf der äusseren Oberfläche des Obliquus externus superficialis nach hinten ausgebreitet. Dieser Theil des Pectoralis steht mit seinen hinteren, in unregelmässigen Zacken entspringenden Fasern mit dem Integument in Verbindung. Dieser Ursprung geht aber kontinuirlich auf den von der ventralen Fläche der Sternalplatte entstehenden Abschnitt über. Die wesentliche Weiterbildung erfährt der Rectus an seinem hinteren Ende. Hier sahen wir, dass ein M u s c u l u s t r u n c o - c a u d a l i s mit verschiedenen Portionen sich entwickelt. Dieser Muskel entspringt von der Aponeurose des Obliquus ext. superficialis, welche die ventrale Fläche des Rectus deckt in der Weise, dass seine Fasern nirgends mit den Fasern des eigentlichen Rectus zusammenhängen; denn die besagte Aponeurose trennt ihn völlig von letzterem. Doch d i e t i e f e n P o r t i o n e n, welche von der ventralen Fläche der Beckensymphyse selbst entspringen, l a s s e n e i n e n Z u s a m m e n h a n g m i t d e m R e c t u s e r k e n n e n. Bedenken wir ferner, dass am Schwanze die Fasermasse dieses sehr kräftig ausgebildeten Muskels kontinuirlich in die ventrale

Schwanzmuskelmasse sich einsenkt, nicht wie Gadow angiebt, deren Oberfläche aufgeklebt ist, so erscheint erstens die Zugehörigkeit dieses Muskels zum System des Rectus erwiesen. Andrerseits müssen wir aus diesen Thatsachen schliessen, dass der Muskel sich vom Schwanze her nach vorne allmählich entfaltet hat; nach vorne hat er, indem seine Fasern auf der Oberfläche der Obliquus externus-Aponeurose sich weiter ausdehnten, neue Ursprungspunkte erobert. Dieser kräftige Muskel hat sich offenbar in Anpassung an die Bewegung des Schwimmens, wobei der Schwanz eine wesentliche Rolle spielt, ausgebildet.

Die einfachste und indifferenteste Ausbildung unter den hier untersuchten Reptilienformen zeigt der Rectus von Chamaeleo. Er ist gar nicht als selbstständiger Muskel hinter dem Sternum entwickelt, sondern wir sehen ihn aufgegangen in die ventralen Fasern der Interkostalmuskeln. Die Rippen reichen alle bis zur ventralen Mittellinie und treffen hier mit den anderseitigen zusammen. So reichen auch die Interkostalmuskeln bis zur ventralen Mittellinie. In diesen Fasern die Elemente zu erblicken, aus welchen der Rectus bei anderen Formen sich differenzirt hat, erhält durch die Erwägung folgender Thatsachen Berechtigung: Die Rippen erreichen hinter dem Sternum, also im Bezirk des Rectus, bei den anderen Formen nicht die ventrale Mittellinie, sondern enden seitlich davon. So bleibt von ihrem ventralen Ende bis zu dieser Mittellinie ein Raum, der vom Rectus eingenommen wird. Dieser Muskel steht nicht zu Rippen in Beziehung. Ferner sahen wir, dass bei allen Formen die am weitesten ventral gelegenen Fasern der Interkostalmuskeln kontinuirlich in den Rectus übergingen. Sie waren bis zum Rippenende theils einfache Interkostalmuskeln, theils wurden sie zu Musculi scalares. Gehen diese nun kontinuirlich in den Rectus über, so besteht die Berechtigung, anzunehmen, dass, im Falle die Rippen sich bis zur ventralen Mittellinie ausbilden, sie auch zu den Rectusfasern in Beziehung treten, derart, dass diese Fasern an ihnen Ansatz nehmen und zu Interkostalmuskeln werden. Nehmen wir solche lange Rippen als den primitiven Zustand an, so werden mit der Reduktion der Rippen die ventralen Interkostalmuskeln, dadurch dass sie die Verbindung mit Rippen verlieren, einen gesonderten Rectus bilden. In diesem Sinne hat man also in den ventralen Fasern der Interkostalmuskeln bei Chamaeleo die Elemente zu erblicken, welche bei anderen Formen den Rectus darstellen. Wir müssen aber dem ausgebildeten Rectus auch eigenes Wachsthums- und Ausdehnungsvermögen zuschreiben; denn wir sehen, dass er sich bei allen Formen mit wohl differenzirtem Rectus nicht auf den Raum zwischen ventralen Rippenenden und ventraler Mittellinie beschränkt, sondern lateralwärts ventral von den Rippen sich ausdehnt. Dass dies thatsächlich ein Ausdehnen von der ventralen Mittellinie an lateralwärts ist, erkennt man daran, dass er bei verschiedenen Formen sich in ungleichem Maasse ausdehnt. Bei Hatteria ist er nur wenig seitwärts gewachsen und stellt einen einheitlichen Muskel dar, bei Lacerta hat er sich weiter lateralwärts ausgedehnt, sodass man einen medialen und lateralen Rectus unterscheiden muss.

Gerade vor dem Becken ist allein eine Differenzirung der ventralen Interkostalfasern nachweisbar, welche einen kleinen, selbstständigen Rectus erkennen

lässt. Hier besteht vom Becken aus nach vorn ein selbstständiger breiter Muskelzug, welcher an der ersten, vor dem Becken gelegenen, ventralen Rippenspange, die vom dorsalen Rippenschenkel abgelöst ist, inserirt. Dieser Muskelzug endigt am Becken, setzt sich nach hinten nicht in die ventralen Schwanzmuskeln fort. Aus dem Anschluss der Interkostalmuskeln an diesen hinteren kleinen Muskel, erhält die Auffassung, dass die Interkostalmuskeln bei Chamaeleo das Material enthalten, welches bei anderen Formen zum Aufbau des Rectus verwandt wird, eine weitere, wichtige Stütze.

Der bei Lacerta, Crocodilus und Hatteria beschriebene dreieckige Muskel, welcher vom Processus lateralis pelvis entspringt und zur Linea alba nach vorn ausstrahlt, fehlt bei Chamaeleo gänzlich.

Wenn ich die im Vorstehenden verglichenen, verschiedenen Befunde der Bauchmuskeln bei den von mir untersuchten Formen kurz zusammenfasse, so will ich auch hier Hatteria zu Grunde legen. Diese Form hat neben der reichlichsten Schichtung der seitlichen Bauchmuskeln den einfachsten Befund von einem wohl differenzirten Rectus. Dass Hatteria eine sehr primitive Reptilienform darstellt, ergiebt sich unter anderem aus dem Verhalten des Os quadratum, das mit dem Schädel fest verbunden ist, und aus dem Bestehen einer Columella an Stelle der Gehörknöchelchen. Auch das Rumpfskelet zeigt durch die Ausbildung der Rippen am ganzen Rumpf und durch das Bestehen von Bauchrippen Zustände, welche diese Form den Amphibien näher stehen lässt, nicht den heute lebenden, sondern den Stegocephalen. Wir sind somit berechtigt, von den hier bestehenden Befunden aus die anderen zu beurtheilen.

Ich trenne bei der Vergleichung die seitlichen Bauchmuskeln und das Gebiet des Rectus.

Die seitlichen Bauchmuskeln lassen stets zwei Bezirke unterscheiden: einen dorsalen und einen ventralen. Der dorsale begreift die dorsale Hälfte der dorsalen Rippenspange, oder auf die Muskeln bezogen, die Muskulatur, welche vom Ileocostalis bis zum Ursprung des Musc. obliquus externus superficialis sich erstreckt. Hier sind neben dem Ileocostalis, der bei manchen Formen sich seitlich herab über die unter ihm liegenden Muskeln ausdehnt, nur Interkostalmuskeln ausgebildet. Der Intercostalis externus erreicht die Wirbelsäule nicht, wohl aber der Intercostalis internus, der als Intercostalis internus dorsalis longus (Retrahens costarum der Autoren) bei Hatteria u. A. von der Ventralfläche der Wirbelkörper entspringt. Da diese Muskeln sich auf die ventrale Hälfte der Seitenbauchmuskeln fortsetzen, von welchen sie einen wichtigen Bestandtheil darstellen, so sollen sie auch bei diesen mit besprochen werden.

Diese seitlichen Bauchmuskeln lassen bei Hatteria eine sechsfache Schichtung erkennen, die man sogar als eine achtfache bezeichnen kann.

Es ist ausgebildet ein: 1. Obliquus externus superficialis; 2. Obliquus externus profundus; 3. Intercostalis externus, den man in a) Intercost. ext. longus und b) Intercost. ext. brevis sondern kann; 4. Intercostalis internus, ebenfalls in a) longus und b) brevis zu trennen; 5. Obliquus internus und 6. Transversus. Die Interkostalmuskeln gestatten,

da beide in lange und kurze sich sondern, eine Vermehrung der sechs Schichten zu acht; denn es erscheint, wenn man den Intercostalis externus longus abträgt, darunter ein ganz geschlossener Intercost. ext. brevis, und ebenso kommt ausserhalb des Intercostalis internus longus, wenn man ihn von innen her ablöst, der Intercostalis internus brevis als geschlossene Lage zum Vorschein. Indessen stellen die langen Interkostalmuskeln nicht geschlossene Lagen dar, wie die übrigen Muskelschichten, und darum habe ich die Eintheilung in sechs Schichten angenommen, und betrachte die langen Interkostalmuskeln mit den kurzen zusammen als eine Schicht.

Die Eidechse zeigt hinsichtlich der seitlichen Bauchmuskeln nur dadurch eine Verschiedenheit gegenüber Hatteria, dass der hintere Theil des Rumpfes unter Verkümmerung der Rippen zu einem Lumbaltheil geworden ist, der vom Thorakaltheil different wird. Dies beeinflusst die beiden Interkostalmuskeln in ungleicher Weise: der Intercostalis externus erleidet eine genau den Rippen entsprechende Rückbildung, sodass er stets mit dem Rippenende aufhört. Der Intercostalis internus aber erstreckt sich über die ventralen Rippenenden ventralwärts weiter, bildet hier somit im Lumbalbezirk eine einheitliche Muskelschicht, aus welcher sich die Rippen zurückgezogen haben, und so kommt es, dass Lacerta zwei Obliqui interni im Lumbalbezirk des Rumpfes besitzt: einen äusseren, die direkte Fortsetzung des Intercostalis internus auf die rippenfreie Bauchwand darstellend, und einen inneren, die kontinuirliche Fortsetzung des gleichmässig auch am Thorakalbezirk des Rumpfes bestehenden Obliquus internus. Es sind also auch bei der Eidechse im Brustabschnitt des Rumpfes sechs Muskellagen wie bei Hatteria ausgebildet; dagegen besitzt die Lumbalgegend nur fünf Schichten, da der Intercostalis externus den Rippen entsprechend verkümmert ist. Cyclodus weicht hinsichtlich der Schichtung der Seitenrumpfmuskeln von Lacerta ab, durch die auf den vordersten Thorakalabschnitt beschränkte Ausbildung des Obliquus ext. profundus. Es bestehen demnach am hinteren Thoraxtheil fünf, am Lumbaltheil nur vier Muskelschichten. Die Intercostales ext. sind am Lumbalabschnitt, den kurzen Rippen entsprechend, verkümmert. Die aus den ventralen Musc. intercostales interni hervorgehenden Musculi scalares sind kräftiger ausgebildet als bei Lacerta, und im Lumbaltheil des Rumpfes bestehen ebenso wie bei Lacerta zwei Musc. obliqui interni.

Betrachten wir nun die Verhältnisse beim Crocodil, so sind hier nur fünf Schichten entwickelt, zwar dadurch, dass der gleichmässig dem ganzen Rumpf der vorher besprochenen Formen zukommende Obliquus internus vollkommen fehlt. Es sind die beiden Obliqui externi, die beiden Interkostalmuskeln und der Transversus ausgebildet. Auch hier ist ein Lumbaltheil vom Brustabschnitt different geworden, und wir finden die fünf Lagen nur am Thorakalabschnitt entwickelt. Am Lumbalabschnitt dagegen ist die Zahl der Schichten wiederum um eine vermindert, weil auch hier der Intercostalis externus den Rippen entsprechend rückgebildet ist. Der Intercostalis internus dagegen ist ventralwärts auch am Lumbaltheil weiter als die Rippen ausgebildet und stellt hier den einzigen Obliquus internus dar, welcher seine Herkunft aus dem Intercostalis internus noch durch das Verhalten seiner Insertion erkennen lässt. Er bildet

keine geschlossene Lage, sondern lässt den Transversus an grösseren Strecken dem Obliquus ext. prof. dicht anliegen. Bei Crocodilus bestehen demnach am Thorakalabschnitt fünf, am Lumbalabschnitt vier Muskelschichten durch Fehlen des Obliquus internus und Rückbildung des Intercostalis ext. am Lumbalbezirk des Rumpfes.

Betrachten wir nun weiter Chamaeleo, so ist hier die grösste Reduktion der ventralen Rumpfmuskulatur eingetreten. Auch hier ist ein Thorakal- und Abdominaltheil des Rumpfes gesondert dadurch, dass die Rippen am hinteren Rumpfabschnitt verkümmert sind. Zunächst besteht nun hier nur ein einziger Obliquus externus, welcher nach den obigen Ausführungen dem Obliquus ext. superficialis der anderen Formen homolog ist. Ferner fehlt der über den ganzen Rumpf ausgedehnte Obliquus internus von Hatteria und Lacerta hier völlig.

Es kommen also zwei Lagen von denen bei Hatteria in Wegfall; am Brustabschnitt bestehen vier, am Lumbalabschnitt bloss drei Muskelschichten. Es ist ferner von grosser Bedeutung, dass ausser dem Obliquus externus, der, wie bei andern Formen, einen unsegmentirten Muskel darstellt und nur in seinem Ursprung durch seine Zacken sowie durch die Innervation eine Metamerie erkennen lässt, dass, sage ich, ausser diesem einzigen Muskel alle übrigen in Ursprung und Insertion mit den Rippen in Verbindung stehen. Sie sind alle ebenso segmentirt wie die ventralen Rumpfmuskeln von urodelen Amphibien. Den dort bestehenden, bindegewebigen Intermuskularsepten entsprechen hier die Rippen. Dies erstreckt sich auf den Intercostalis externus und internus und auffallender Weise ebenso auf den Transversus. (Die Abbildung, die GADOW vom Transversus von Chamaeleo giebt, entspricht nach meinen Befunden nicht den thatsächlichen Verhältnissen. Vergl. Morph. Jahrb. VII, Taf. VI, Fig. 4). Der letztgenannte Muskel zeigt dies Verhalten sonst bei keiner Reptilienform. An der Lumbalregion sehen wir naturgemäss unter der Rückbildung der Rippen wieder eine Veränderung eintreten. Der Obliquus externus wird davon nicht betroffen. Der Intercostalis externus ist nur bis zu den Enden der Rippen entwickelt. Der Intercostalis internus bildet eine gleichmässige Muskellage und ebenso der Transversus. Wir haben daher hier im Lumbaltheil einen Zustand der seitlichen Bauchmuskeln, der an den Befund bei Säugetieren erinnert. Man findet nämlich einen äusseren Obliquus externus, darunter einen Obliquus internus und einen Transversus. Alle drei sind unsegmentirte Muskeln und entspringen dorsal zum Theil von der Fascia lumbodorsalis. An der Inserstion besteht eine Beziehung zu dem sehr kurzen Rectus in der Art, dass der Obliquus ext. auf seine Ventralfläche geht, während der Obliquus internus und Transversus auf seine Dorsalfläche verlaufen.

Die am weitesten dorsal gelegenen Fasern des Intercostalis internus sind bei allen Formen zu einem Intercostalis longus umgebildet, insofern sie eine oder mehrere Rippen überspringen, über deren Innenflächen sie verlaufen. Im einfachen Verhalten sahen wir sie von Rippen entspringen, in anderen Fällen dehnen sie ihren Ursprung von den Rippen auf die Unterfläche der Wirbelkörper aus. Bei Chamaeleo hatten sich diese Wirbelursprünge wieder selbstständig weiter differenzirt.

Sehen wir nun das Gebiet des Rectus bei den geschilderten Formen an, so können wir die hier bestehenden Unterschiede kurz in folgender Weise zusammenfassen: das Rectussystem wird durch die Sternalplatte unterbrochen, so dass man einen prä- und poststernalen Theil unterscheiden kann. Der prästernale geht verschiedenartige Beziehungen ein und bildet eine grössere Anzahl von Muskeln. (Bei Chamaeleo ist er besonders ausgebildet, vom Sternum zum Zungenapparat verlaufend.) Der poststernale Rectus ist der eigentliche Rectus abdominis. Ein vollkommen scharf gegen alle übrigen Muskeln abgegrenzter Rectus abdominis besteht hier nirgends. Bei Chamaeleo ist er überhaupt nur an den beiden letzten Rumpfsegmenten ausgebildet. In den davor gelegenen Segmenten müssen wir in den Intercostalis internus-Fasern die Elemente erblicken, die bei anderen Formen zum Aufbau des Rectus verwendet werden. Bei Crocodilus sehen wir den Rectus abdominis einen schmächtigen Muskel bilden. Seinen oberflächlichen Fasern sind die Bauchrippen eingelagert, die aber nicht den ganzen Muskel durchgreifen. So kann man eine oberflächliche und eine tiefe Schicht unterscheiden, die aber kontinuirlich zusammenhängen. Der Seitenrand des Rectus ist nicht frei, sondern steht mit dem Obliquus externus profundus in Verbindung. Ebenso gehen die ventralen Fasern des Intercostalis externus kontinuirlich in den Rectus über. Eine wichtige Komplikation erhält hier der Rectus durch die Ausbildung des Musc. trunco-caudalis.

Bei Hatteria ist eine Beziehung des Rectus abdominis zum Integument angedeutet, welche bei Lacerta und Cyclodus weiter ausgebildet wird, dagegen bei Chamaeleo und Crocodilus ganz fehlt. Bei Hatteria wird dieselbe durch die Bauchrippen vermittelt. Dabei bleibt aber der Rectus einfach, wenn man auch wie beim Crocodil oberflächliche und tiefe Fasern gemäss der Beziehung zu den Bauchrippen unterscheiden kann. Auch hier tritt der Obliquus ext. profundus zum Seitenrand des Muskels, und die Fasern des Intercostalis internus treten von seiner dorsalen Fläche aus in direkte Verbindung mit ihm.

Bei Lacerta bildet sich ein Rectus lateralis aus, der mit dem medialen direkt zusammenhängt. An der Grenze beider ist die Linie, in welcher der Obliquus ext. profundus zum Rectus tritt. Der laterale Rectus ist über das Brustbein hinaus nach vorn bis zum Halse hin fortgesetzt und endigt hier am Integument. Ebenso sehen wir den gesammten Rectus zum Integument dadurch in Beziehung treten, dass die oberflächlichen Fasern an den Grenzen der Bauchschienen Insertion nehmen.

Wir können demnach erstens den Rectus nicht als einen in sich abgeschlossenen Muskel nachweisen, ferner sind nicht gesonderte Schichten an ihm zu unterscheiden. Er steht mit dem Obliquus externus profundus und den Interkostalmuskeln in kontinuirlichem Zusammenhang. Der gerade vor dem Becken gelegene, ganz selbstständige Muskel, welcher vom Proc. lateralis pelvis radiär ausstrahlend zur Linea alba verläuft, muss dem Rectus zugerechnet werden. Ein solcher fehlt bei Chamaeleo.

Fragen wir nun nach dem Grunde der Verschiedenheiten der ventralen Rumpfmuskulatur bei den untersuchten Reptilienformen, so ist wohl sicher die Lebensweise

hier der maassgebende Faktor. Die Vertreter, welche ich zur Untersuchung ausgewählt habe, verhalten sich gerade in dieser Beziehung sehr ungleich. Diese Verschiedenheit betrifft im Wesentlichen die Lokomotion, während ein anderer Faktor, die Athmung, hierfür wohl wenig oder gar nicht von Bedeutung ist, da diese bei allen ganz gleich ist. Höchstens bei Crocodilus könnte sie maassgebend sein, wegen des Wasserlebens dieser Form. Die Verschiedenheit der Lokomotion kommt demnach unter Anderem auch in der Ausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur zum Ausdruck.

Man hat ja gerade bei der Locomotion den Rippen neben den Extremitäten eine sehr grosse Bedeutung zuzuschreiben, und von den Rippen wird diese Bethätigung auch auf das Integument übertragen. Die Betheiligung des Integumentes an der Lokomotion kommt hauptsächlich durch die Beziehung des Rectus zu demselben zum Ausdruck. Wir finden, dass dieselbe angedeutet bei Hatteria ist, aber sie geht hier nicht so weit, wie bei Lacerta und Cyclodus, wo wir einen starken Rectus lateralis entwickelt sehen, dessen Bildung eben durch seine Beziehung zum Integument verständlich wird. Es mag dies ein Beginn von noch komplizirteren Differenzirungen sein, wie sie bei Schlangen bestehen. Ob bei diesen auch andere Muskeln als der Rectus Beziehungen zum Integument eingehen, sollen weitere Studien erweisen. Bei Crocodilus und Chamaeleo fehlt diese Verbindung des Rectus mit dem Integument völlig; bei jenem wird für die Bewegung des Schwimmens ein anderer Muskel, den wir dem System des Rectus zuschreiben müssen, der Musc. trunco-caudalis, differenzirt. Bei Chamaeleo sehen wir kaum einen Rectus abdominis als selbstständigen Muskel entwickelt.

An den seitlichen Bauchmuskeln finden wir eine durchaus nicht gleichartige Schichtung. Die zahlreichsten Schichten zeigt Hatteria mit sechs, resp. 8, die wenigsten zeigt Chamaeleo mit vieren. Es fragt sich nun, welche Form wohl den primitivsten Zustand darstellt. Ich habe oben schon mehrfach ausgeführt, dass ich Hatteria für eine primitive Reptilienform halte, und demnach müssten wir in den einfacheren Befunden anderer Formen Zustände verschiedengradiger Rückbildung erblicken. Dafür sprechen auch thatsächlich verschiedene Befunde, z. B. besonders das Verhalten des Intercostalis internus im Lumbalbezirk des Rumpfes. Hier kann man z. B. bei Crocodilus und Lacerta in der Ausbildung dieses Muskels genau erkennen, dass früher auch hier lange Rippen, ähnlich, wie bei Hatteria bestanden haben müssen. Andererseits können wir den Befund, welchen der Obliquus ext. prof. bei Cyclodus zeigt, ebenso gut als einen fortschreitenden Differenzirungsprozess, wie als einen Prozess der Rückbildung auffassen. Da der Rectus dieser Form aber viel weiter differenzirt ist, als bei Hatteria, so hat die Auffassung, dass hier ein Reduktionsprozess beim Obliquus ext. profundus vorliege, die grössere Berechtigung. Ferner ist zu bedenken, dass, wenn ein Muskel als bedeutungslos eine Rückbildung erleidet, bei späteren Generationen die Elemente, welche ihn seinerzeit bildeten, in demjenigen Muskel enthalten sein müssen, von welchem aus jener Muskel sich differenzirte. Es kann also in diesem Falle das Resultat eines Rückbildungsprozesses einen Zustand liefern, welcher dem primitiven wieder gleich ist. Von diesem Gesichtspunkte aus

können wir den einfachen Befund von Chamaeleo, wenn auch für einen rückgebildeten, doch als den primitivsten Zustand wieder zeigend, erklären. Er wird rückgebildet sein im Vergleich mit dem Zustand bei Hatteria, er kann aber primitiv erscheinen, wenn wir die Befunde der heute lebenden Amphibien zur Vergleichung heranziehen, und kann uns dann darüber aufklären, in welcher Weise der komplizirte Zustand bei Hatteria, den wir für einen bei Reptilien primitiven auffassen, aus dem einfachen Verhalten bei urodelen Amphibien sich herausgebildet hat. Es muss natürlich daran gedacht werden, dass auch umgekehrt, wie ich oben ausführte, in den wenigen Muskelschichten, wie z. B. bei Chamaeleo, nicht die früher vorhandenen Muskeln, sondern die zuletzt gebildeten Muskeln erhalten, und die primitiven gänzlich geschwunden seien. Eine Parallele dazu liefern uns die Verhältnisse bei Anuren und urodelen Amphibien. Bei Anuren zeigt die einfachere Schichtung nur die sekundäre Bauchmuskulatur der Urodelen. Die primäre Muskulatur wird nur in Rudimenten angelegt und wird ganz aufgebraucht bei der Ausbildung der sekundären Muskulatur. Hier gleicht der einfachere Befund somit keineswegs dem primitiven Verhalten. Bei Reptilien ist nun aber in der Beziehung der seitlichen Bauchmuskeln zu den Rippen ein Moment geboten, welches auch diese Frage einer Beurtheilung zugänglich macht.

Der durch Beziehung zu Rippen bestehende, metamere Zustand von Muskeln muss immer in Vergleichung mit Muskeln, welche diese Beziehung und damit den metameren Aufbau verloren haben, als ein primitiver aufgefasst werden. Bei Chamaeleo zeigen alle seitlichen Bauchmuskeln, mit Ausnahme des einfachen Obliquus externus, durch ihre regelmässige Verbindung mit den Rippen einen regelmässigen metameren Charakter. Das betrifft auch den Transversus, der bei allen übrigen Reptilien frei über die Innenfläche der Rippen verläuft. Hierzu kommt noch, dass ein Rectus im grössten Theile des Rumpfes fehlt, und dass wir die ihn sonst bildenden Fasern in den Interkostalmuskeln enthalten sehen. Somit müssen wir in dem einfachen Zustande der Bauchmuskulatur bei Chamaeleo, wenn diese Form auch offenbar sehr abseits steht, einen, wenn auch vielleicht durch Rückbildung zu Stande gekommenen, doch mit primitiven Verhältnissen übereinstimmenden Befund erblicken. Es ist hierbei noch die Frage zu erheben, ob man die Rippen so ohne Weiteres den bindegewebigen Intermuskularsepten gleichstellen darf. Das darf man unter keinen Umständen, denn wir sehen, dass die Rippen sich in diese Septen hinein entwickeln und nur einen kleinen Theil der die Myocommata trennenden Bindegewebslamellen darstellen (z. B. bei Teleostiern). Es wird also in dem Fall, dass nur ein Theil der ventralen Rumpfmuskulatur zu den Rippen in Beziehung steht, ein anderer Theil aber ohne Beziehung zu Rippen durch bindegewebige Intermuskularsepten einen metameren Charakter bewahrt hat, in diesen Fall, sage ich, wird ein primitiver Zustand dargestellt sein, der nach zwei Richtungen sich weiter bilden kann.

Entweder bilden sich theilweise die bindegewebigen Intermuskularsepten zurück, die Muskulatur wird ausser den zu Rippen in Beziehung stehenden und dadurch metameren Muskeln aus gleichmässigen Muskelplatten bestehen, welche den metameren

Charakter aufgegeben haben, oder aber die Rippen werden stärker ausgebildet und stellen die einzigen Intermuskularsepten dar, durch welche die gesammte Muskulatur einen metameren Charakter behält. Dieser Zustand ist bei Chamaeleo gegeben. —

Auf einen Punkt möchte ich noch besonders hinweisen. Aus den Befunden der seitlichen Bauchmuskeln bei Reptilien ergiebt sich, auch wenn man die verschiedenen Formen der Umbildung berücksichtigt, dass keiner der Muskeln theilnimmt an einer Zwerchfellbildung; denn alle bis zum Transversus bilden nicht nur die seitliche Bauch-, sondern auch die seitliche Brustwand, sie umhüllen demnach die in der Brusthöhle gelegenen Organe, d. h. auch die Lungen und das Herz. Man sieht nirgends eine Andeutung, dass sie, speziell der Transversus, sich einbuchteten, um eine muskulöse Scheidewand zwischen Thorakal- und Abdominalhöhle zu bilden. Die Muskeln ziehen ganz glatt ausserhalb der membranösen Scheidewand, welche eine solche Sonderung der Leibeshöhle vorbereitet, als parietale Muskeln weg. Ueber die Herkunft des bei Crocodilus subperitoneal an der dorsalen Rumpfwand bestehenden, längs verlaufenden Muskels, der von MECKEL u. A. als Zwerchfell beschrieben wurde und leicht nachweisbar ist, kann ich im Speziellen bis jetzt nichts aussagen. Dass er der ventralen Muskulatur zugehört, ergiebt seine Innervation von den ventralen Aesten der segmentalen Spinalnerven aus.

Vergleichung der Verhältnisse der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien mit den Befunden bei Amphibien.

Die gesammte Rumpfmuskulatur zeigt bei Reptilien eine viel komplizirtere Ausbildung als bei Amphibien. Die dorsale Muskulatur, welche bei diesen noch ganz indifferent ist, zeigt sich bei jenen schon in eine Anzahl von Muskeln differenzirt, welche die Verhältnisse bei höheren Formen in gewissem Sinne vorbereiten.

Bei der ventralen Rumpfmuskulatur ist diejenige der Extremitäten und die der Rumpfwand zu trennen. Von ersterer Gruppe sehe ich hier vollkommen ab. Die ventrale Muskulatur der Rumpfwand trenne ich, wie GADOW, in die seitlichen und in die ventralen Rumpfmuskeln. Letztere umfassen das System des Rectus. Während GADOW aber den Rectus als visceralen Muskel auffasst, betrachte ich ihn als genetisch den seitlichen Rumpfmuskeln zugehörig. Die Trennung in die zwei Gruppen ist demnach eine rein topographische. Wir sehen zwar, dass ebenso wie bei urodelen Amphibien auch bei Reptilien der Rectus mit gewissen seitlichen Bauchmuskeln in direktem Zusammenhange steht, aber darum will ich doch diese beiden Gruppen der ventralen Rumpfmuskulatur gesondert besprechen. Auf die angedeuteten Beziehungen zwischen beiden werde ich geeigneten Ortes eingehen.

In der seitlichen Rumpfmuskulatur findet man bei urodelen Amphibien, wenn die primären und sekundären Muskeln gleichzeitig ausgebildet sind, also etwa bei einer Tritonlarve kurz vor der Metamorphose, vier Muskelschichten: 1. den Obliquus

ext. superficialis, 2. den Obliquus ext. profundus, 3. den Obliquus internus und 4. den Transversus.

Bei den Reptilien bestehen, wenn alle Muskeln wohlausgebildet sind, wie bei Hatteria sechs Schichten: 1. ein Obliquus ext. superficialis; 2. ein Obliquus ext. profundus; 3. ein Intercostalis externus (a) longus, b) brevis); 4. ein Intercostalis internus (a) longus, b) brevis); 5. ein Obliquus internus und 6. ein Transversus.

Demnach kommen bei Reptilien zu den bei Amphibien bestehenden Schichten die Interkostalmuskeln hinzu. Es erhebt sich nun die Frage, ob diese letzteren Muskeln in ihrer Existenz durch die Rippen bedingt sind, mit anderen Worten, ob die Rippen, in die ventrale Bauchwand hinein wuchsen und dabei aus der indifferenten Muskulatur ihre Elemente mit herabnehmen, sodass diese Interkostalmuskeln einfach durch das Längerwerden der Rippen zwischen die anderen, schon bei urodelen Amphibien bestehenden vier Schichten mit hineingenommen werden, oder ob in den vier Schichten der Urodelenmuskulatur auch die Elemente der Interkostalmuskeln bei Reptilien enthalten sind.

Man hat ausserdem daran zu denken, dass bei Amphibien die vier Muskelschichten nicht gleichwerthig sind, sondern dass sie zwei Gruppen bilden, welche in einem gewissen Gegensatz stehen: der Obliquus internus und externus prof. bilden die primäre Muskulatur, der Obliquus ext. superficialis und Transversus stellen die sekundäre Muskelgruppe dar. Auch der Rectus lässt eine primäre und eine sekundäre Portion unterscheiden. Da man in der primären Muskelgruppe, die während des Larvenlebens am mächtigsten entwickelten Muskeln erkennt, die mit der Muskulatur bei Fischen verglichen werden konnten, hat man sie mit Recht als die für das Wasserleben geeignete ventrale Muskulatur betrachtet. Im Gegensatz dazu erreichte die sekundäre Muskulatur erst nach der Metamorphose, also mit dem Uebergang zum Landleben eine stärkere Ausbildung, und sie wurde daraufhin als die für das Landleben erforderliche Muskulatur aufgefasst. Die primäre Muskelgruppe erlitt dabei eine verschiedengradige Rückbildung, wodurch diese Auffassung weiterhin berechtigt wurde. Ausserdem boten die Thatsachen der Entwickelungsgeschichte ein weiteres Zeugniss für die Richtigkeit dieser Unterscheidung.

Daraus erhebt sich aber nun die Frage, ob die gesammte Muskulatur der Urodelen für die Ausbildung der Reptilienmuskulatur den Boden abgiebt, oder ob hier die sekundären Muskeln allein die Grundlage bilden. Das letztere scheint auf den ersten Blick das naturgemässere zu sein, wenn man das Verhältniss der Gestaltung der Muskulatur zur Lebensweise im obigen Sinne aufrecht erhalten will. Es ist nicht verständlich, dass eine für das Wasserleben ausgebildete Muskulatur, die bei Amphibien schon mit dem Uebergang zum Landleben grossentheils rückgebildet wird, bei Reptilien, bei welchen von vorn herein ein Landleben besteht, wieder erhalten sein sollte.

Um darüber ein Urtheil zu erhalten, hat man aber doch noch andere Verhältnisse zu berücksichtigen. Verglichen mit der Beweglichkeit des Rumpfes der Amphibienlarve im Wasser sowie desjenigen der ausgewachsenen Caducibranchiaten auf dem

Lande ist die Beweglichkeit des Rumpfes bei Reptilien eine bedeutend mehr entwickelte und vielseitigere. Es kommt hinzu, dass die Athmung bei letzteren einen viel weitergebildeten Muskelapparat voraussetzt. Bedenkt man nun, dass wohl sicher die gleichen Elemente im ersten embryonalen Bildungsmaterial für die ventrale Rumpfmuskulatur bei Reptilien wie bei Amphibien gegeben sein müssen, so wird es auch verständlich sein, dass die Myoblasten, welche bei Urodelen die primäre und für das Wasserleben geeignete Muskulatur ausbildeten, bei Reptilien nicht einfach verschwinden, sondern, den komplizirteren Leistungen beim Landleben entsprechend, nur anders als bei Amphibien ausgebildet wurden. Hierdurch wird die Auffassung berechtigt, dass bei Reptilien nicht nur die sekundären Muskeln der Amphibien, sondern auch die primären Muskeln dieser Gruppe erhalten sind. Andererseits bleibt die Deutung der primären Amphibienmuskeln, als für das Wasserleben gebildet, vollkommen zu Recht bestehen.

Berücksichtigen wir nun die Thatsachen weiter, so ergab sich bei Urodelen noch als ein wesentlicher Unterschied der Muskeln der primären nnd sekundären Gruppe, dass diese letzteren stets völlig in sich abgeschlossene Muskeln darstellten, die nirgends mit anderen Muskeln einen Zusammenhang erkennen liessen. So zeigte es sich deutlich am Obliquus externus superficialis und am Transversus. Diese beiden Muskeln entspringen selbstständig in Zacken an Rippenrudimenten direkt oder mit Ursprungssehnen, die auch zu gleichmässigen Aponeurosen verbreitert sein können, was vielfach beim Transversus vorkommt; sie inseriren in Aponeurosen, welche, dorsal oder ventral vom Rectus verlaufend, sich bis zur Linea alba erstrecken. Beim Rectus bestand nur eine einzige Beziehung zu einem anderen Muskel, und zwar derart, dass der laterale Theil des sekundären Rectus nach vorn einen Zusammenhang mit dem Pectoralis erkennen liess.

Im Gegensatz dazu stehen die Muskeln der primären Gruppe dorsal mit der dorsalen Rumpfmuskelmasse und ventral untereinander und mit dem primären Rectus in kontinuirlicher Verbindung. Dieser Zusammenhang war aus der Entwickelung verständlich. Wir sehen dort, dass die primäre Muskulatur durch direktes Auswachsen des Muskelblattes vom Urwirbel aus sich bildet, während die sekundäre durch Abspaltung von den primären Muskeln aus zur Entwickelung kam.

Es fragt sich nun also, wenn wir zunächst von den entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen absehen, ob bei der komplizirten Bauchmuskulatur der Reptilien gewisse Muskeln selbstständig in sich abgeschlossen sind, wie die sekundären Bauchmuskeln der Urodelen, andere aber, und das ist das Wesentliche, noch Beziehungen mit anderen Muskeln zeigen, welche sich vergleichen lassen mit den Verbindungen der primären Muskeln der Urodelen. Wenn solche Verbindungen bestehen, so gewinnt die Anschauung, dass in der ventralen Rumpfmuskulatur der Reptilien auch die Homologa der primären Amphibien-Bauchmuskulatur enthalten seien, die bedeutsamste thatsächliche Begründung. S o l c h e V e r b i n d u n g e n b e s t e h e n n u n i n d e r T h a t, u n d z w a r e r s c h e i n t a l s d i e w i c h t i g s t e d i e V e r b i n d u n g d e r

Intercostales mit dem Rectus, und ferner ist die Verbindung des Obliquus ext. profundus mit dem Rectus hier zu berücksichtigen.

Es ergiebt sich daraus die Vorstellung, dass wir im Intercostalis internus und externus die Homologa der primären Bauchmuskeln der Amphibien in der Gruppe der Reptilien vor uns haben, dass der Obliquus externus profundus, sowie der mediale tiefe Rectus diesen anzuschliessen seien.

Daran reiht sich die Frage, in welcher Beziehung der Obliquus ext. prof. zu dem Intercostalis externus stehe, und ob eine Beziehung des Obliquus internus zum Intercostalis internus zu erkennen ist.

Der Befund von Hatteria allein lässt die Art und Weise, wie der Reptilien- vom Urodelenzustand sich herausgebildet hat, nicht mit Sicherheit darlegen. Aber gerade die verschiedenen Befunde bei anderen Reptilien bieten hier wichtige Fingerzeige.

Wenn ich, gemäss den Verbindungen der Interkostalmuskeln diese für die Grundlage der Muskelgruppe der Reptilien bezeichne, welche direkt von den primären Urodelenmuskeln abzuleiten seien, so erhebt sich die Frage, wie der Obliquus ext. prof. und der Obliquus internus zu deuten seien. Wenn sie den gleichbenannten Muskeln von Urodelen homolog wären, so würden die Interkostalmuskeln eben einfach zu der gesammten ventralen Rumpfmuskulatur hinzugefügt sein. Das ist sicher nicht der Fall, und zwar wegen des Zusammenhanges der Interkostalmuskeln mit dem Rectus, vor allem wegen der ungleichen Zustände, welche die verschiedenen Reptilienformen darbieten. Welche Muskeln sind es, welche die meisten Schwankungen in ihrer Ausbildung erkennen lassen? gerade der Obliquus externus prof. und der Obliquus internus. Die Interkostalmuskeln verhalten sich im Wesentlichen gleich, werden aber durch das ungleiche Verhalten der beiden genannten Muskeln beeinflusst, und darin drückt sich eine Zusammengehörigkeit mit diesen aus. Mit der Rückbildung der Rippen am Lumbalabschnitt der Wirbelsäule sollte man auch eine entsprechende Verkümmerung der Interkostalmuskeln erwarten. Das ist aber nicht der Fall. Beim Intercostalis externus sehen wir, dass er sich auch im Thorakalabschnitt des Rumpfes nur auf die dorsalen Rippenschenkel beschränkt, sodass mit dem Kürzerwerden der Rippen der äussere Interkostalmuskel naturgemäss in der ganzen Länge der Rippen ausgebildet ist. Allerdings findet man ihn nirgends über die Rippen hinaus ventralwärts fortgesetzt. Beim Chamäleon erstreckt sich aber der Intercostalis externus ebenfalls über die ganze Länge der Rippen herab, und dabei fehlt der Obliquus ext. profundus. Anders verhält sich nun der Intercostalis internus. Dieser ist bei allen Formen bis zum ventralen Rippenende ausgebildet. Dorsal lässt er einen Intercostalis internus dorsalis longus hervorgehen. Dass der Intercostalis internus aber trotzdem nicht in seiner Existenz an das Bestehen der Rippen gebunden ist, belehrt uns sein Verhalten im Lumbaltheil des Rumpfes. Hier erstreckt sich dieser Muskel über das ventrale Ende der verkümmerten Rippen ventralwärts weiter herab und bildet bei Crocodilus sogar den einzigen Obliquus internus, ebenso bei Chamaeleo, während er bei Lacerta und Cyclodes einen äusseren Obliquus

internus abdominis darstellt. An den Interkostalmuskeln traten also keine Rückbildungserscheinungen auf, wohl aber am Obliquus externus profundus und am Obliquus internus.

Der erstere fehlt bei Chamaeleo völlig, bei Lacerta und Hatteria ist er in gleicher Vollständigkeit ausgebildet. Dass dies bei Chamaeleo kein einfacher Defekt ist, belehrt uns der hierfür äusserst wichtige Befund bei Cyclodus. Hier erkannten wir, wie der Obliquus ext. profundus in den drei vordersten Zacken genau wie bei Hatteria und Lacerta bestand, wie er auch in seiner Insertion mit dem Seitenrand der medialen Portion des Rectus verbunden war. Von da an aber setzte er sich als Intercostalis ext. longus fort. Wie der Intercostalis ext. longus ein Differenzirungsprodukt des Intercostalis ext. brevis ist, so stellt demnach der Obliquus ext. profundus einen weiter gebildeten Intercostalis ext. longus dar, er ist somit im Allgemeinen als ein Differenzirungsprodukt des Intercostalis externus aufzufassen.

Dadurch wird das ganze Verhältniss des Obliquus externus aufgeklärt: Der Obliquus externus superficialis der Reptilien ist völlig homolog dem gleich benannten Muskel der Urodelen. Er ist bei beiden Gruppen sowohl in seinem Ursprung als in seiner Insertion ein völlig selbstständiger und in sich abgeschlossener Muskel. Dass er in letzter Linie ein Differenzirungs-, d. h. Abspaltungsprodukt des Obliquus ext. prof. der Urodelen ist, ist durch die Entwickelung dort ersichtlich geworden. Bei Reptilien ist dies noch festzustellen, doch ist es für die hier vorzunehmende Vergleichung belanglos. Jedenfalls ist er bei Urodelen bereits ganz selbstständig geworden und hat sich diese Selbstständigkeit auch bei allen hier untersuchten Reptilienformen bewahrt. Er fehlt bei keiner Form und ist stets durchaus gleichartig ausgebildet. Der Obliquus ext. profundus der Urodelen ist bei Reptilien weiter differenzirt, insofern seine Grundfasern einen Intercostalis ext. bilden. Indem dessen oberflächliche Fasern sich nicht mehr auf einen Interkostalraum beschränken, sondern, Rippen überspringend, einen Intercostalis ext. longus bilden, kann dieser noch weiter ausgebildet werden und eine kontinuirliche Muskellage bilden, deren Insertion mit dem Rectus in kontinuirliche Verbindung tritt (vergl. auch GADOW). Hierdurch wird bei Reptilien ein Verhalten hergestellt, welches die Ableitung des Obliquus ext. profundus + Intercostalis externus aus dem Obliquus ext. profundus der Urodelen nach allen Richtungen sicherstellt. Als Grund für diese komplizirte Differenzirung bei Reptilien fasse ich die vielseitige Leistung auf. Die Rippen haben hier eine sehr hohe Bedeutung als Lokomotionsorgane und treten mit den Extremitäten sogar soweit in Konkurrenz, dass die letzteren bedeutungslos werden und eine Rückbildung bis zu völligem Schwund erleiden können (vergl. Lacerta, Seps, Anguis und die ganze Ordnung der Schlangen).

In der ganzen Muskelgruppe des Obliquus externus und Intercostalis externus, welche Muskelbündel und Schichten verschiedenster Faserlänge und verschiedenster Beziehung zu den Rippen zeigen, ist ein Apparat geschaffen, welcher in der vollkommensten Weise die Bewegung einzelner Rippen, sowie verschiedener Rippenkomplexe und schliesslich der ganzen Rumpfwand in der feinst nüancirten Weise ermöglicht.

Diese Ausbildung ist nicht gleichartig, sondern im Einzelnen sehr verschieden, wie aus obigen Schilderungen hervorgeht.

Die Extreme bilden wohl Hatteria und Chamaeleo. Letzteres zeigt den einfachsten Befund, indem der gesammte Apparat des Obliquus ext. profundus nur durch einen Intercostalis externus brevis dargestellt ist. Dieser Zustand stimmt noch am meisten mit dem Verhalten bei Urodelen überein, mag er nun durch Rückbildung aus einem komplizirten, Hatteria ähnlichen Befunde hervorgegangen sein, oder ein wirklich primitives Verhalten darstellen. Die dort bestehenden, bindegewebigen Myosepten sind hier durch die knöchern-knorpeligen Rippenspangen ersetzt. Eine Differenzirungsreihe wird dargestellt durch die Formen: Chamaeleo, Cyclodus, Hatteria.

Für den Obliquus externus und Intercostalis externus liess sich eine kontinuirliche Reihe feststellen, welche die Differenzirungsweise ganz klarlegte. Die Beziehung zu Urodelen ist ebenfalls daraus erwiesen: Der Obliquus ext. superficialis ist bei beiden homolog, der Obliquus ext. profundus der Urodelen stellt den Boden dar für den Intercostalis ext. brevis, longus und den Obliquus ext. prof. der Reptilien.

Der Intercostalis internus und Obliquus internus zeigen dies nicht in gleicher Vollständigkeit, vielleicht wird die hier bestehende Lücke durch Untersuchung weiterer Formen ausgefüllt werden.

Es fehlt für diesen Muskel ein Stadium, wie es durch Cyclodus für den Obliquus ext. prof. dargeboten wird.

Trotzdem muss ich doch den Boden für die Ausbildung des Obliquus internus im Intercostalis internus erblicken, und halte demnach dem Obliquus internus der Urodelen den Intercostalis internus + Obliquus internus der Reptilien für homolog. Wir sahen, dass der Intercostalis internus am Lumbalbezirk des Rumpfes, nachdem die Rippen hier kürzer wurden, einen Obliquus internus abdominis bildete, dessen Innenfläche aber noch ein, sich über die ganze Thoraco-Lumbalwand erstreckender Obliquus internus angeschlossen war. Für diesen letzteren Muskel besteht die Möglichkeit, dass er ganz selbstständig gebildet wurde, oder dass er ein Differenzirungsprodukt des Intercostalis internus oder des Transversus ist.

Bei Urodelen sahen wir diese Muskelgruppe dargestellt durch den Obliquus internus, welcher dadurch besonderes Interesse hat, dass er der in der Ontogenese zuerst gebildete Muskel der seitlichen Bauchwand ist. Innerhalb dieses Muskels kam später ein Transversus durch Abspaltung von jenem zur Ausbildung. Wir sahen aber, dass bei Salamandra nach der Metamorphose sich wieder eine Beziehung zwischen Obliquus internus und Transversus herstellte, deren Resultat ein einheitlicher Muskel war, der in seinem dorsalen Ursprung den Charakter des Obliquus internus erhalten zeigte, insoferne er kontinuirlich aus der dorsalen Muskelmasse hervorging, ventral aber durch seinen Uebergang in eine der Dorsalfläche des Rectus aufgelagerte Aponeurose den Charakter des Transversus zeigte. Ein auf diesen Zustand beziehbarer Befund besteht bei den untersuchten Reptilien nicht. Der Transversus ist bei allen in gleicher Weise

als ganz selbstständiger Muskel entwickelt, genau so wie bei Salamandra oder Triton. Der Obliquus internus aber ist bei Crocodilus und Chamaeleo überhaupt nicht vorhanden, während er bei Lacerta, Cyclodus und Hatteria in gleichmässiger Ausbildung besteht. Während wir aber den Transversus daneben unbeeinflusst und gleichartig in Bezug auf Ausdehnung und Dicke entwickelt sehen, finden sich an dem Intercostalis internus Ungleichheiten in der Ausbildung, welche beweisen, dass gerade dieser Muskel eine Anpassungs- und Differenzirungsfähigkeit besitzt, welche dem Transversus fehlt. So sehen wir, dass der Intercostalis internus bei Hatteria, ebenso wie der Intercostalis int., eine kurze und eine lange Portion unterscheiden lässt. Die langen Fasern überspringen eine Rippe, über deren Innenfläche verlaufend. Ebenso verhält es sich bei Lacerta und Cyclodus. Bei Crocodilus besteht auch ein Intercostalis internus longus und brevis. Der Longus ist kräftiger entwickelt, dagegen fehlt ein selbstständiger Obliquus internus vollständig. Der Intercostalis internus selbst bildet nur am Lumbaltheil einen kleinen Obliquus internus abdominis. Bei Chamaeleo finden wir auch keinen Intercostalis internus longus mehr; der ganze Intercostalis internus ist, wie der Intercostalis internus, bei dieser Form ein kurzer Muskel. So findet man demnach Zustände, welche darauf hinweisen, dass doch gewisse Beziehungen zwischen dem Intercostalis internus und Obliquus internus bestehen, welche einen näheren Anschluss dieses Muskels an jenen gestatten (vergl. auch GADOW). Bei Crocodilus ist dies aus der stärkeren Ausbildung eines Intercostalis internus longus beim Fehlen eines selbstständigen Obliquus internus ersichtlich. Hieraus zeigt sich auch, dass der Intercostalis internus den konstantesten Bestandtheil dieser Muskelgruppe darstellt. So fasse ich diesen als homolog dem Musc. obliquus internus der Urodelen auf und betrachte den Intercostalis internus longus ebenso wie den Obliquus internus als Differenzirungsprodukte desselben, die erst bei Reptilien zur Ausbildung kommen. Ich bin mir wohl bewusst, wie ich auch oben angab, dass hier noch eine Lücke besteht, insoferne ich noch kein Stadium nachgewiesen habe, in welchem der Intercostalis internus longus theilweise schon einen gleichmässigen Obliquus internus bildet, wie das bei der Bildung des Obliquus ext. prof. vom Intercostalis ext. longus aus bei Cyclodus besteht; doch ist ein ähnlicher Zustand bei anderen Formen vielleicht verwirklicht. Jedenfalls ergiebt sich aus dem Vorgeführten eine Wechselwirkung zwischen Intercostalis internus und Obliquus internus.

Von einer solchen Beziehung des Obliquus internus zum Transversus ist nichts nachzuweisen. Dieser Muskel, wie er bei Reptilien ausgebildet ist, stimmt mit dem bei Urodelen gleichbenannten Muskel völlig überein, und ich stehe nicht an, ihn mit demselben für vollkommen homolog zu betrachten.

Für den Transversus bestehen bei Urodelen die gleichen Entwickelungsbeziehungen zum Obliquus internus, wie für den Obliquus ext. superf. zum Obliquus ext. profundus, d. h. der Transversus bildet sich als ein Abspaltungsprodukt vom Obliquus int. aus. Bei Urodelen bleibt dies z. B. bei Triton so. Bei Salmandra vereinigen sich die Reste des Obliquus int. mit dem Transversus wieder zu einem einheitlichen Muskel. Ob der Transversus auch bei Reptilien als ein erstes Differenzirungs-

produkt vom Intercostalis internus aus entsteht, sollen weitere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen klarstellen. Jedenfalls bieten, wenn man die fertigen Zustände alter Reptilien mit dem Befund z. B. von einem ausgewachsenen Triton vergleicht, beide ganz gleiche Zustände für den Transversus, sodass man berechtigt ist zur Annahme, dass die Reptilien den Transversus von den Urodelen unverändert übernommen haben. Selbstständig weiter differenzirt hat sich dann bei Reptilien der Intercostalis internus, welcher nicht nur einen Intercostalis internus longus, sondern bei manchen Formen auch einen Obliquus internus trunci als selbstständigen Muskel hervorgehen liess.

Es bleibt hier nur noch ein Muskel anzuführen, welchen ich bei Reptilien dem Intercostalis zugerechnet habe und als Intercostalis internus dorsalis longus bezeichnet habe. Mit welchem Muskel der Urodelen ist dieser Muskel zu vergleichen? Es kann hier nur der Musc. subvertebralis in Frage kommen, dem ich den genannten Muskel bei Reptilien für homolog erklären muss. Trotzdem mag ihm bei Reptilien die angegebene Bezeichnung bleiben. Die Berechtigung dieser Deutung ist in Folgendem darzuthun: Der Subvertebralis bildet sich, meinen Ausführungen in einer früheren Arbeit gemäss, aus der einheitlichen Rumpfmuskelmasse und zwar am medialen ventralen Winkel des Urwirbels. Der ventrale Ast des Spinalnerven durchsetzt die Muskelfasern an dieser Stelle, sodass ein Theil der Muskelfasern medial vom Nerven liegt. Wenn diese Fasern, welche Verbindungen mit den ventralen und seitlichen Flächen der Wirbelkörper eingehen, nun lateralwärts sich weiter ausdehnen und dabei durch die Intermuskularsepten segmentirt bleiben, so liegen sie ventral unter dem Nervenstamm. Wir sahen auch, dass die Fasern dieses Muskels in das dahinter oder davorgelegene Segment übergreifen und dann den regelmässig segmentirten Zustand aufgeben. Stets bedeckt dieser Muskel, wenn man die Innenfläche der dorsalen Rumpfwand untersucht, den ventralen Spinalnervenast. Hierdurch besteht eine Aehnlichkeit mit dem Transversus. Wie dieser liegt der Subvertebralis direkt ausserhalb des Peritoneum. Die Fasern des letzteren verlaufen schräg im Sinne des Obliquus internus, von welchem sie auch ein Abspaltungsprodukt darstellen, und zwar wie der Transversus weiter ventralwärts. Bei Reptilien findet sich der Muskel in gleicher Beziehung zum ventralen Spinalnervenaste. Sein enger Anschluss an den Intercostalis internus wird dadurch erwiesen, dass an der ganzen Strecke, wo er über die ventrale Fläche der knöchernen Rippen, nahe der Wirbelsäule verläuft, ein kurzer Intercostalis internus fehlt. Der letztere beginnt erst lateral vom Ende des Intercostalis internus dorsalis longus. Wenn man ihn von der Innenfläche der dorsalen Rumpfwand ablöst, so kommt ausserhalb dieses Muskels sofort der dorsale Theil des Intercostalis ext. zum Vorschein. So besteht die Berechtigung, diesen Muskel bei Reptilien dem Intercostalis zuzurechnen. Bei Urodelen ist er im Subvertebralis vorgebildet. Bei Urodelen bildet er sich wie der Transversus von den primären Rumpfmuskeln aus als sekundärer Muskel. Löst man ihn bei Urodelen von der inneren Fläche der dorsalen Rumpfwand ab, so legt man den indifferenten, dem vereinigten Obl. int. und ext. prof. entsprechenden Theil der Rumpfmuskulatur bloss. Ich bezeichne ihn bei Reptilien nicht als Subvertebralis, sondern als Intercostalis

internus dorsalis longus, weil hier seine Beziehung zum Intercostalis internus klar hervortritt (Crocodilus) und seine Funktion als Beweger der dorsalen knöchernen Rippenschenkel dies ebenfalls zeigt.

Wenden wir uns nun zum Rectus, so sind die Verhältnisse bei Reptilien nicht so leicht von den Zuständen bei Urodelen abzuleiten. Durch die stärkere Ausbildung der Sternalplatte tritt eine viel ausgeprägtere Sonderung der prästernalen und poststernalen Portion des Rectus hervor, als bei Urodelen. Auch zeigt die prästernale eine weitere Sonderung, auf die ich hier indessen nicht eingehen will. Die poststernale Portion des Rectus, die hier allein zu betrachten ist, zeigt im Ganzen komplicirtere Verhältnisse als bei Urodelen. Bei letzteren war stets ein primärer und sekundärer Rectus zu unterscheiden. Der erstere stand in direktem Zusammenhange mit den Musculi obliquus ext. prof. und internus, welche sich mit ihren ventralen Enden in diesem Muskel vereinigten. Der primäre Rectus stellte also hier das gemeinsame, ventrale Ende dieser beiden Muskeln dar. An der ventralen Kante bildete sich von diesem Muskel aus ein sekundärer Rectus, der sich erstens bis zur ventralen Mittellinie erstreckte und zweitens sich lateralwärts über den primären Rectus längs dessen ventraler Fläche ausdehnte, sodass er eine oberflächliche Lage einnimmt. In Folge dessen war nun ein Rectus superficialis (sekundär) und ein Rectus profundus (aus dem primären Rectus hervorgegangen) bei Urodelen zu unterscheiden. Alle Recti sind durchgehends segmentirt. Wir finden Unterschiede bei Urodelen insofern, als der primäre Rectus bei Larven und Perennibranchiaten und Derotremen sehr mächtig, der sekundäre nur ganz schwach entwickelt ist. Bei Caducibranchiaten wird der sekundäre Rectus sehr mächtig. Sein lateraler Rand wird durch den Obliquus ext. superficialis so überlagert, dass letzterer auf die ventrale Fläche des Rectus noch eine kurze Strecke verläuft, ehe er in eine Aponeurose übergeht. Der primäre Rectus verhält sich verschieden: bei Triton bewahrt er stets seinen direkten Zusammenhang mit dem Obliquus ext. prof. und internus, bei Salamandra löst er sich ganz ab und bildet ein selbstständiges Muskelband, das vom Becken bis zum Zungenbein verläuft.

Bei Reptilien besteht in Chamaeleo eine Form, welche den Rectus in so einfachem Zustande enthält, wie kein mir bekanntes Amphibium. Und doch lassen sich die Zustände aufeinander beziehen. Die Fasern des Rectus von Chamaeleo sind alle in den ventralen Fasern des Intercostalis ext. und internus enthalten. Wie die Rippen bis zur ventralen Mittellinie verlaufen, so tritt auch die gesammte Rumpfmuskulatur, die sich soweit erstreckt, zu ihnen in Beziehung. Es sind dies die genannten Interkostalmuskeln. Ihre Fasern nehmen im Bereich der ventralen Rippenschenkel allmählich einen ganz geraden Verlauf an und entsprechen darum ganz einem primären Rectus der Urodelenlarven. Für den sekundären Rectus ist überhaupt hier kein Platz. Es wurde angegeben, dass derselbe sich vom ventralen Ende des primären Rectus aus bis zur ventralen Mittellinie hin zuerst anlege. Ein solcher Raum besteht hier bei Chamaeleo nicht, weil die Rippen selbst bis zu dieser Linie reichen und zwischen ihnen eine Sonderung nur in soweit möglich ist, als Intercostalis int. und ext. zu trennen sind. Bestehen somit bei Chamaeleo so einfache Verhältnisse, dass

ein selbstständiger poststernaler Rectus gar nicht zu unterscheiden ist, so finden wir bei Hatteria andere Verhältnisse, die dem Rectus der Reptilien eine selbstständige Bedeutung verleihen. Es ist nicht möglich, gesonderte Portionen des Rectus zu unterscheiden, welche auf die geschilderten Befunde von Urodelen zu beziehen sind.

Es fragt sich nun, ob in dem einheitlichen Rectus von Hatteria die Elemente der beiden Amphibien-Recti enthalten sind, oder ob nur einer derselben hier ausgebildet ist. Wenn wir in den seitlichen Rumpfmuskeln die primären und sekundären Urodelenmuskeln gefunden haben, die primären nur in viel komplizirtere Verwendung genommen sehen, so ist von vornherein wahrscheinlich, dass auch im Rectus die beiden Recti der Amphibien enthalten sein werden. Zunächst ist der Zusammenhang des lateralen Rectusrandes mit dem Obliquus ext. prof. von Bedeutung, ferner seine Fortsetzung nach vorn und im vordersten Theil seines lateralen Randes diejenige in den Pectoralis und die Verbindung des Intercostalis internus mit seiner dorsalen Fläche. Wie verhalten sich dazu die Verbindungen der Amphibien-Recti? Der primäre Rectus geht an seinem lateralen Rande kontinuirlich in den Obliquus internus sowie in den Obliquus ext. prof. über, und zwar in der Weise, dass seine geraden Fasern allmählich einen schrägen Verlauf im Sinne der beiden genannten Muskeln annehmen. Der sekundäre Rectus hat einen freien lateralen Rand, nur nach vorn ist er es allein, welcher eine Verbindung mit der Sternal-Platte und vor allem mit dem Pectoralis erkennen lässt. Die Verbindung des Intercostalis internus, der Musc. scalares mit dem Rectus bei Reptilien ist wohl eine gleichwerthige mit derjenigen des Obliquus internus mit dem primären Rectus bei Amphibien; denn hier sieht man die Fasern ebenfalls ihren Verlauf dem Rectus anschliessen. Die Verbindung des Obliquus ext. profundus mit dem lateralen Rectusrande bei Reptilien ist aber wohl nicht so ohne Weiteres derjenigen des gleichbenannten Muskels mit dem Rectus bei Urodelen zu vergleichen. Dass diese Verbindung sekundär entstanden ist, ergiebt der Befund von Cyclodus, wo er nur von den drei ersten Zacken erreicht ist; die hinteren Zacken enden alle als Intercostalis ext. longus an den Rippen. Der primitive Zusammenhang des Intercostalis ext. mit dem lateralen Rand des Rectus, wenn er bei Reptilien embryonal bestand, muss danach näher der ventralen Mittellinie, auf der dorsalen Fläche des Rectus gewesen sein, nahe bei der Stelle, wo der Intercostalis internus diesen Zusammenhang bewahrt hat. Danach würde der laterale Rand des Rectus bei Hatteria dem freien lateralen Rectusrand des sekundären Urodelenrectus homolog sein. Dieser Rand ist bei Cyclodus auch ebenso frei wie bei Urodelen. Diese Auffassung wird noch weiter begründet durch den Uebergang des vorderen Rectusendes in den Pectoralis. Ich habe bei Urodelen hervorgehoben, dass die Entwickelung der Extremitäten-Muskulatur mit der Ausbildung der sekundären Bauchmuskeln zusammenfällt, und dass darin ein Grund liegt, warum der Pectoralis nicht mit dem primären, sondern dem sekundären Rectus in Verbindung steht.

Wenn also eine ähnliche Verbindung bei Hatteria besteht, so hat man das Recht, sowie der Pectoralis bei beiden homolog ist, auch den mit ihm in ganz gleicher Weise wie dort verbundenen Muskel bei beiden für homolog zu erklären.

Bei Hatteria treten nun Differenzirungen des Rectus ein, welche bei Urodelen nicht bestehen. So finden wir die oberflächlichen Fasern durch die Bauchrippen in ihrem Verlauf unterbrochen und dadurch komplizirter segmentirt als die tieferen Fasern. Ferner fanden wir bei Hatteria vor dem Becken jenen dreieckigen bei Hatteria ganz selbstständigen Muskel, dessen Zugehörigkeit zum Rectus durch die Innervation noch zu erkennen ist, bei Cyclodus aber auch durch seinen noch bestehenden muskulösen Zusammenhang mit ihm erwiesen wird. Berücksichtigen wir alle hier für den Rectus bestehenden Verhältnisse bei Urodelen und Hatteria, so ergiebt sich, dass wir die Elemente beider Amphibienrecti im einheitlichen Rectus von Hatteria vor uns haben. Sie bleiben bei Hatteria aber zunächst zu einem einheitlichen Muskel vereinigt. Die weiteren Differenzirungen, welche am Rectus von Hatteria zum Theil angedeutet, zum Theil durchgeführt sind: ersteres durch die Ausbildung der Bauchrippen, letzteres im Triangularis profundus, sind Befunde, welche nicht bei Urodelen vorgebildet sind, sondern als selbstständige, spätere Erwerbungen der Reptilien zu betrachten sind.

Es ist für mich noch eine offene Frage, warum bei Urodelen der sekundäre Rectus sich vom primären Rectus gänzlich ablöst, besonders in seinem medialen Theil. Bei der Tritonlarve ist er noch kontinuirlich mit ihm verbunden, beim alten Triton taeniatus ist er von ihm abgelöst (vergl. Morph. Jahrb. Bd. 18 Taf. VI Fig. 13 und 14). Bei Hatteria und ebenso den anderen, von mir untersuchten Reptilienformen bestehen in dieser Beziehung offenbar primitivere Verhältnisse. Die bei Urodelen nachweisbare Sonderung in zwei Recti tritt nirgends auf. Dagegen finden wir nun bei anderen Reptilien Weiterbildungen, Differenzirungen des Rectus, welche wie gesagt, nicht bei Urodelen vorbereitet sind, deren Wesen aber vor allem in der Beziehung des Rectus zum Integument zu suchen ist, wie ich das oben schon ausführte. Wir sehen, dass diese Beziehung bei Lacerta und Cyclodus zur Bildung eines selbstständigen Rectus lateralis führte, welcher bei Hatteria, Chamaeleo und Crocodilus ganz fehlt. So besitzen die drei letzteren einen einfacher gebildeten Rectus als die ausgebildeten Urodelen, während Lacerta und Cyclodus ihn nach einer ganz anderen Richtung weiter gebildet zeigen. Darum habe ich auch für diese verschiedenen Muskeln nicht die gleichen Spezialbezeichnungen gewählt.

Haben wir somit hinsichtlich der Schichtung der seitlichen Bauchmuskeln und der Differenzirung des Rectus eine Vergleichung der Zustände bei Urodelen, Amphibien und Reptilien vornehmen können, welche die Verhältnisse der letzteren von jenen wohl ableiten liess, aber bei Reptilien zugleich die Art der Weiterbildung verständlich machte, so bleiben noch zwei Beziehungen dieser Muskeln zu besprechen, welche hierzu eine Ergänzung liefern. Dies ist erstens die Innervation der Muskeln und zweitens ihre Segmentirung. Hinsichtlich der Innervation bestehen im Allgemeinen bei Urodelen und Reptilien bekanntlich übereinstimmende Verhältnisse, insofern die gesammte ventrale Rumpfmuskulatur hier wie dort von den Rami ventrales der Spinalnerven versorgt wird. Was nun im Speziellen den Verlauf

des Stammes dieser Nerven betrifft, so sehen wir, dass sie bei Urodelen nahe der Wirbelsäule durch die Masse der Muskelfasern des Urwirbels nahe deren medialem ventralen Winkel hindurch treten und dann innerhalb, ventral von der primären Muskelgruppe liegen, also längs der Innenfläche des Obliquus internus herabverlaufen. Sie waren nun durch zwei Muskeln der Ansicht von der Innenfläche der Rumpfwand entzogen, das ist: erstens durch den Subvertebralis und zweitens durch den Transversus. Der erstere bildet sich aus den medial vom Nervenstamm der Wirbelsäule angeschlossenen Muskelfasern aus und schiebt sich über den Nerven lateralwärts verschieden weit fort, und dann vom Ursprunge des Transversus an verläuft der Nerv ausserhalb dieses Muskels. Es bestehen aber schon bei Urodelen in dieser Beziehung Unregelmässigkeiten, welchen eine Bedeutung nicht abzusprechen ist. Die wichtigste besteht darin, dass in vielen Fällen der Nervenstamm auch ausserhalb des Obliquus internus verläuft, derart, dass er von grösseren oder kleineren Faserexemplaren dieses Muskels bei der Betrachtung von der Innenfläche der Rumpfwand überlagert wird. Einen solchen Fall habe ich auch von Triton cristatus abgebildet (Morphol. Jahrb. Bd. 18, Taf. V, Fig. 5x).

Bei Urodelen, wo ein Thorakal- und Lumbalabschnitt des Rumpfes bei der gleichmässigen Rückbildung der Rippen nicht gesondert ist, finden wir auch keine Verschiedenheit in dem Bau der Rumpfwand, und ebenso zeigen die Spinalnerven überall im Wesentlichen gleichen Verlauf. Die oben angedeuteten Unregelmässigkeiten bestehen aber überall, und sie mahnen zur Vorsicht hinsichtlich der Verwendung des Nervenverlaufs bei der Beurtheilung eines Muskels. Bei Reptilien finde ich verschiedenes Verhalten am Lumbal- und Thorakalabschnitt des Rumpfes. Am Thorax verläuft der ventrale Spinalnervenast bei Hatteria zwischen den beiden Interkostalmuskeln. Man sollte erwarten, dass er gerade ausserhalb des Transversus verliefe. Das thut er nirgends. Von der Wirbelsäule an verläuft er zuerst zwischen Intercostalis internus dorsalis longus und Intercostalis internus. Vom lateralen Ende jenes Muskels an zieht er zwischen den beiden Interkostalmuskeln herab. Man hat natürlich nicht das Recht, danach alle innerhalb des Spinalnerven gelegenen Muskeln vom Transversus der Urodelen abzuleiten. Das wurde aber schon genügend dargethan. Sucht man nach einem Beginn in der Aenderung des Spinalnervenverlaufes, so sind offenbar jene oben angeführten, schon bei Urodelen auftretenden Unregelmässigkeiten wichtig. Sie zeigen, wie ein Theil der Fasern des Obliquus internus auf die mediale Fläche gelangt. Denkt man sich diesen Vorgang weiter gebildet, so erhält man das bei Hatteria, Crocodilus und Lacerta bestehende Verhalten. Gerade dorsal vom Rippenwinkel geht der Ramus lateralis eines jeden Spinalnerven ab und kommt zwischen den Zacken des Obliquus ext. superficialis aussen zum Vorschein. — Untersucht man den Lumbalabschnitt der Reptilien, so bestehen hier andere Verhältnisse. Der ventrale Spinalnervenstamm verläuft hier stets ausserhalb des Intercostalis internus dorsalis longus und weiter ventralwärts ausserhalb des Musc. transversus, also an der Innenfläche des Obliquus internus. Das verschiedene Verhalten des Intercostalis internus dorsalis longus ist hier nur insoferne bemerkenswerth, als z. B. bei Cyclodus und Lacerta,

wo dieser Muskel am ersten Lendenwirbel mit hinterem, freien Rande aufhört, in den dahinter gelegenen Segmenten der Nervenstamm von der Wirbelsäule bis zum Ursprunge des M. transversus subperitoneal verläuft. Bei Crocodilus, wo der genannte Muskel, sich allmählich verschmälernd, weiter nach hinten ausgebildet ist, tritt zwischen den schmächtigeren Partien des Muskels der Nervenstamm ebenfalls in weiterer Verlaufsstrecke in subperitoneale Lage.

Es bestehen demnach bei Reptilien hinsichtlich des Nervenverlaufs am Rumpfe insofern gleiche Verhältnisse wie bei den von Säugethieren bekannten Zuständen, als am Thorax der Nervenstamm zwischen Intercostalis ext. und internus verläuft, am Lumbalbezirk aber zwischen Transversus und Obliquus internus. In anderen Beziehungen möchte ich aber die Befunde der Reptilien mit denjenigen bei Säugethieren nicht vergleichen.

In einer wichtigen Beziehung sind die ventralen Rumpfmuskeln der Reptilien mit den gleichen Muskeln der Urodelen weiterhin zu vergleichen: das betrifft ihren metameren Bau. Bei Urodelen finden wir bei gewissen Formen eine allen ventralen Rumpfmuskeln gleichmässig zukommende und genau mit der Körpermetamerie übereinstimmende Segmentirung. Am vollkommendsten bestand dies bei Cryptobranchus, wo überhaupt, speziell für die ventrale Rumpfmuskulatur, sehr primitive Zustände gegeben sind. Es besteht hier nur ein einziger Obliquus externus, der aber homolog ist den beiden Obliqui externi anderer Urodelen. Die oberflächlichen Fasern haben sich nur nicht zu einer selbstständigen Lage abgelöst. Ausser dem Obliquus ext. und internus ist auch der Transversus vollkommen entsprechend der Körpermetamerie segmentirt. Der Rectus ist bei allen Formen stets gleichmässig segmentirt in seinem primären und sekundären Teil. Ausser Cryptobranchus zeigt aber keine Urodelenform alle seitlichen Bauchmuskeln segmentirt, und in der Aufgabe dieses Verhaltens kommt wieder ein Gegensatz der primären und sekundären Muskulatur zum Ausdruck. Der Transversus zeigt bei allen Urodelen (ausser Cryptobranchus) ein Uebergreifen der ventralen Fasern in davor gelegene Körpersegmente. Dadurch schwinden unter Verlängerung der Muskelfasern die intermuskulären Septen und es bildet sich eine gleichmässige, nicht von Inskriptionen durchsetzte Muskellage heraus, die nur in ihrem Ursprunge, der an den Myosepten stattfindet, eine metamere Zusammensetzung erkennen lässt (in der Innervation drückt sich eine solche natürlich ebenfalls aus). Bei Urodelen konnten wir am Transversus diese Ausbildung Schritt für Schritt verfolgen. Cryptobranchus—Menobranchus—Siren—Proteus bilden eine Reihe (vergl. Morph. Jahrb. Bd. XVIII, Taf. V, Fig. 10, 9, 8, 7).

Bei Siren ist der Transversus ganz unsegmentirt. Auch der Obliquus ext. superficialis zeigt ein Schwinden der intermuskularen Septen. Bei Siredon und Salamandra ist der Muskel noch regelmässig von solchen Septen durchsetzt, bei Triton bildet er eine gleichmässige, unsegmentirte Muskellage, die nur im Zackenursprung einen metameren Aufbau erkennen lässt (vgl. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII, Taf. IV, Fig. 1 und 5). Die primären seitlichen Bauchmuskeln, der Obliquus ext. prof. und Obliquus internus, behalten bei allen Urodelen stets ihre segmentirte Beschaffenheit bei.

Bei Reptilien finden wir diese Verhältnisse weiter gebildet. Bei keiner der von mir untersuchten Formen ist der Obliquus ext. superficialis mehr segmentirt. Dieser Muskel ist demnach wohl schon in diesem Zustande von Urodelen her übernommen worden. Triton würde hier die Ausgangsform darstellen. Der Transversus ist nur bei Chamaeleo segmentirt durch seinen Anschluss an die Rippen. Bei allen übrigen untersuchten Reptilien ist er eine gleichmässige Muskelplatte, die nur durch die Ursprungszacken die metamere Zusammensetzung erkennen lässt. Die Interkostalmuskeln mit dem Obliquus ext. profundus und Obliquus internus, welche wir den primären Urodelenmuskeln für homolog erklären müssen, sind bei Chamaeleo vollkommen segmentirt, nur am Lumbalabschnitt, der allerdings bloss drei Segmente umfasst, ist mit der Rückbildung der Rippen auch die Segmentirung verschwunden. Bei allen übrigen Formen, die mir vorliegen, finden wir eine Umbildung im Bereich der Interkostalmuskeln, welche zuerst Intercostales longi und dann gleichmässige Muskellagen im Obliquus ext. prof. und Obliquus internus hervorgehen lassen.

Der Rectus der Urodelen ist durchweg der Körpermetamerie entsprechend segmentirt und bei Reptilien finden wir ihn ebenfalls als den einzigen ventralen Rumpfmuskel, der durch Inscriptiones tendineae segmentirt ist. Bei Hatteria ist der ganze Rectus segmentirt. Wie seine oberflächlichen Fasern durch die Bauchrippen noch besonders segmentirt sind, wurde mehrfach erwähnt.

Bei anderen Reptilien finden wir aber, dass auch der Rectus seinen metameren Aufbau zu verlieren beginnt. Der Rectus lateralis von Lacerta und Cyclodus entbehrt der Inscriptiones tendineae, wird aber von den segmentalen Spinalnerven versorgt.

Einen unsegmentirten Rectus internus, den Gadow beschreibt, konnte ich nicht nachweisen, vielmehr finde ich die tiefen Faserlagen des Rectus stets segmentirt, wenn auch die Zahl der Inscriptionen gegenüber den Körpersegmenten eine Verminderung erkennen lässt.

Die durch Rippen verursachte Segmentirung darf selbstverständlich nicht ohne Weiteres mit derjenigen, welche durch bindegewebige Intermuskularsepten hervorgebracht wird, verglichen werden. Ich bin darauf schon oben bei der Vergleichung der verschiedenen Reptilienbefunde eingegangen.

Wenn wir hier speziell noch das Verhalten der Muskulatur zu den bindegewebigen, transversalen Muskelsepten und den Rippen bei den niederen Wirbelthieren vergleichen, so wissen wir durch die Untersuchungen von Goette, dass bei Fischen zwei Formen von Rippen vorkommen, die einerseits durch die Art ihrer Verbindung mit der Wirbelsäule, andererseits aber durch ihr Verhältniss zur Muskulatur und den intermuskularen Bindegewebssepten verschieden sind. Durch Göppert sind diese Beziehungen genauer erforscht und dargelegt worden und ich führe seine Resultate hier an. Ich sehe ab von der verschiedenen Art und Weise der Artikulation der Rippen an der Wirbelsäule und beschränke mich auf die Verschiedenheit der Rippenspange in ihrem Verlaufe. Da finden wir, dass bei Calamoichthys und Polypterus in ausgebildeter Weise zwei Rippenpaare an jedem Rumpfwirbel

bestehen. Ein oberes (dorsales) erstreckt sich in das längs verlaufende Septum, welches die dorsale von der ventralen Rumpfmuskelmasse trennt.

Das freie Ende dieser dorsalen Rippe erreicht die Seitenlinie und biegt an der lateralen Oberfläche der ventralen Rumpfmuskulatur leicht ventralwärts um. Sie liegt genau an der Stelle, wo ein transversales Muskelseptum auf jenes längs verlaufende, dorsale und ventrale Rumpfmuskelmasse trennende Septum stösst. Das zweite, untere oder ventrale Rippenpaar liegt subperitoneal im transversalen Muskelseptum, also an der medialen Fläche der ventralen Rumpfmuskulatur. Diese beiden Rippenpaare sind bei den angegebenen Formen kräftig ausgebildet. Bei Knochenfischen sind die ventralen Rippen stark entwickelt, die dorsalen sind ganz rudimentär. Bei Selachiern sind nur die dorsalen Rippen stark ausgebildet, die ventralen sind rückgebildet.

Nach den übereinstimmenden Angaben von GOETTE und GÖPPERT sind die rudimentären einzigen Rippen der Amphibien homolog den dorsalen Rippen der Fische, und auch die Reptilienrippen sind hier anzuschliessen. Es bestehen Verschiedenheiten in der Art und Weise der Angliederung an die Wirbelsäule, die noch genauer zu erforschen sind, das soll hier nicht weiter erörtert werden. Für mich ist nur von Bedeutung, wie die Rippe, wenn sie eine grössere Längenausdehnung besitzt als bei Amphibien, zwischen die Schichten der ventralen Rumpfmuskeln hinein kommt.

Bei den meisten Urodelen erstreckt sich die Rippe nur an der Grenze zwischen dorsaler und ventraler Rumpfmuskulatur bis zur lateralen Fläche der Muskulatur. Bei einigen Formen ist die Spitze der Rippe leicht ventralwärts umgebogen, bleibt aber an der lateralen Muskelfläche. Doch scheint ein von GÖPPERT angegebener Befund hier den Weg zu zeigen. Bei Menobranchus finden sich lange Sakralrippen ausgebildet und diese durchsetzen die ventrale Muskelmasse, sodass hier ein Beispiel vorliegt, an dem man erkennt, dass eine oberflächlich im Intermuskularseptum gelegene Rippe in dieses Septum einrückt und nun auch Verbindungen mit den ventralen Rumpfmuskeln eingeht. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass die rudimentären Rippen unserer heute lebenden Amphibien dieser Wirbelthiergruppe nicht von vornherein zukommen. Wir kennen von Stegocephalen neben Formen mit kurzen, auch Formen mit langen, sehr wohl entwickelten Rippen, welche grosse Aehnlichkeit mit den Zuständen bei Hatteria zeigen. Es kann also der rippenfreie Zustand der seitlichen Bauchwand und ihrer Muskeln durch Schwund der Rippen entstanden sein. Dann würde Menobranchus mit seinen Sakralrippen zeigen, dass diese Rippen zwischen den Bauchmuskeln bestanden haben. Ausser diesen Rippen bestanden aber bei Urodelen im primitiven Zustand die sämmtlichen Schichten der ventralen Rumpfmuskeln durchsetzende bindegewebige Myosepten, welchen diese knöchernen oder knorpeligen Rippen eingelagert waren. Von solchem Befunde aus sind die Reptilienzustände abzuleiten. Bei Urodelen sahen wir, wie die der Innenfläche sowie die der Aussenfläche der Bauchwand zunächst liegenden Muskeln die bindegewebigen Septen verlieren und zu gleichmässigen Muskelplatten werden.

Die dazwischen gelegenen Muskeln bleiben segmentirt: Bei Urodelen nur durch bindegewebige Septen, weil die Rippen rückgebildet sind, bei Reptilien durch knöcherne Rippen, wodurch die Interkostalmuskeln zu Stande kommen. An deren Innen- und Aussenfläche liegen unsegmentirte Muskellagen. Die bindegewebigen Septen sind geschwunden, nur die Rippen beherrschen ausser der Innervation den segmentalen Charakter der seitlichen Bauchmuskeln. An dem Rectus und den dorsalen Rumpfmuskeln sind bindegewebige Intermuskularsepten aber auch bei Reptilien erhalten.

Chamaeleo ist deshalb eine interessante Reptilienform hinsichtlich der ventralen Rumpfmuskulatur, weil hier die knöchernen Rippen die ganze Dicke dieser Muskulatur durchsetzen und alle seitlichen Muskeln mit dem Transversus und Rectus zu gleichartig segmentirten Muskeln machen. Der Obliquus ext. superficial. allein ist eine freie, selbständige, unsegmentirte Muskelplatte, welche über die Aussenfläche der ventralen Rippenschenkel verläuft.

Die Rippen verhalten sich hier so wie die bindegewebigen Myosepten bei Urodelen. Bei beiden Formen sind die Verhältnisse in ihrer Art durch Rückbildung entstandene, und doch zeigen sie uns einen Zustand der Muskulatur, welcher mit dem, was man als primitiv betrachten muss, völlig übereinstimmt.

Die Entwickelungsgeschichte der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien soll später genauer dargestellt werden; ich will hier nur zum Schlusse noch anführen, dass bei der Eidechse embryonal ein ventraler Myotomfortsatz von den Urwirbeln aus in gleicher Weise zur Entwickelung kommt wie bei Triton und Siredon. Es wird dadurch eine wichtige Thatsache geboten für die oben ausgeführte Anschauung, dass in der ventralen Rumpfmuskulatur der Reptilien auch die primäre Muskulatur der Urodelen enthalten ist.

Heidelberg, Februar 1896.

Litteratur-Verzeichniss.

1. BUTTMANN, De musculis Crocodili. Inaugur.-Dissert. Halle 1826.
2. GADOW, H., Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. (Morphol. Jahrbuch, Bd. VII, 1881.)
3. GEGENBAUR, C., Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1878.
4. GÖPPERT, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. (Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.)
5. GÖPPERT, Die Morphologie der Amphibienrippen (in dieser Festschrift).
6. GOETTE, Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
7. GORZKI, C., Ueber das Becken der Saurier. Inaug.-Dissert. Dorpat 1852.
8. HUMPHREY, G. M., Observations in Myology. Cambridge and London 1872.
9. HUXLEY, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch von RATZEL, Breslau 1873.
10. MAURER, F., Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien etc. (Morphol. Jahrbuch, Bd. XVIII.)
11. MAURER, F., Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. (Morphol. Jahrb., Bd. XXII.)
12. MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie. Bd. III, Halle 1828.
13. MIVART, G., Notes on the Myology of Iguana tuberculata. (Proceed. Zoolog. Soc., London 1867.)
14. MÜLLER, JOH., Vergleichende Anatomie der Myxinoideen (erster Theil: Osteologie und Myologie). (Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften, Berlin, aus dem Jahre 1834, herausgegeben 1836.)
15. OWEN, R., On the Anatomy of Vertebrates. Vol. I. Fishes and Reptiles. London 1866.
16. RATHKE, H., Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Herausgegeben von W. v. Wittich, Braunschweig 1866.
17. SCHNEIDER, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
18. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1846.
19. WIEDERSHEIM, R., Grundriss der Wirbelthiere. 3. Auflage, Jena 1893.
20. WIEDERSHEIM, R., Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

Tafel-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1—4. Ventrale Rumpfmuskulatur von **Hatteria**, seitliche Ansicht.

Fig. 1. Oberflächliche Schicht, nach Wegnahme des Integumentes. oes: Musc. obliquus externus superficialis. r: Rectus superficialis, von der Aponeurose des Obl. ext. superficialis bedeckt. p: Musc. pectoralis. ic: Musc. ileocostalis. pu: Processus uncinati costarum. puI: der Processus uncinatus der ersten Sternalrippe. pl: Processus lateralis pelvis.

Fig. 2. Zweite Muskelschicht, nach Wegnahme des Musc. obliquus ext. superficialis mit seiner Aponeurose. oep: Musc. obliquus externus profundus. r: Musc. rectus superficialis mit den Bauchrippen. cI: erste Sternalrippe.

Fig. 3. Dritte Muskelschicht, nach Wegnahme des Musc. obliquus ext. profundus und des Musculus rectus. ice: Musc. intercostalis externus longus und brevis. icv: Musc. intercostalis ventralis. cI: erste Sternalrippe. cvI: erste Bauchrippe. St: Sternalplatte.

Fig. 4. Vierte Muskelschicht, nach Wegnahme des Ileocostalis, Musc. intercostalis externus und der Bauchrippen. Auch die Processus uncinati sind abgetrennt. ici: Musc. intercostalis internus. icid: Musc. intercostalis internus dorsalis longus. tr: Musc. triangularis. cI: erste Sternalrippe.

Tafel II.

Fig. 5 und 6. Fortsetzung der Tafel I: Die zwei tiefsten Lagen der ventralen Rumpfmuskulatur von **Hatteria** in seitlicher Ansicht.

Fig. 5. Fünfte Muskelschicht, nach Wegnahme des Musc. intercostalis internus und Intercostalis ventralis, sowie der Rippen, welche im oberen Drittel ihrer dorsalen Schenkel durchgetrennt wurden; nur die 8. und 9. Rippe wurde länger stehen gelassen und damit die Insertion des Musc. intercostalis internus dorsalis longus und der Ursprung zweier Zacken des Musc. obliquus internus erhalten. An den übrigen Rippen sind diese Muskelansätze abgelöst von den Rippen, aber in ihrer natürlichen Lage erhalten. oi: Musc. obliquus internus; bei x tritt der darunter liegende Musc. transversus zu Tage. icid: Musc. intercostalis internus dorsalis longus, bei y ist der direkte Anschluss des Intercostalis internus brevis an dessen lateralem Rand zu erkennen. tr: Musc. triangularis. cI: erste Sternal-Rippe. St: Sternal-Platte. pl: Processus lateralis pelvis.

Fig. 6. Sechste, tiefste Muskelschicht, nach Wegnahme des Obliquus internus, Triangularis und Intercostalis internus dorsalis longus. mtr: Musc. transversus. pc: Pericardium. St: Sternal-Platte. Alle Rippen sind soweit abgetragen, dass nur die am weitesten dorsal von jeder Rippe entspringenden Fasern einer jeden Zacke in ihrem Ursprung von der Rippe erhalten sind, alle weiteren Fasern jeder Zacke sind genau am Ursprung abgetrennt, aber in ihrer natürlichen Lage erhalten.

Fig. 7. Ventrale Rumpfmuskulatur von **Cyclodus.**

Fig. 7. Seitliche Ansicht der vorderen Rumpfhälfte von Cyclodus, nach Wegnahme des Schultergürtels und seiner Muskeln, sowie des Musc. obliquus ext. superficialis. oep: Musc. obliquus externus profundus, welcher nur an den drei vordersten Rippen ausgebildet ist; nach hinten setzt er sich als intercostalis externus longus (icel) fort. iceb: Intercostalis ext. brevis, an einem Metamer, nach Wegnahme des Intercost. ext. long. dargestellt. ici: Musc. intercostalis internus und icid: Musc. intercostalis internus dorsalis longus, nach Wegnahme des Intercostalis externus brevis und des Ileocostalis (ic) sichtbar. icv, sc: Musc. intercostalis ventralis, scalaris, in den Musc. rectus (r) übergehend. Um das sichtbar zu machen, ist vom Rectus ein Stück herausgeschnitten, durch Punktlinie angedeutet. icv: Musc. intercostalis ventralis. St: Sternalplatte. cI: erste Sternal-Rippe.

Fig. 8—10. Ventrale Rumpfmuskulatur von **Lacerta agilis.**

Fig. 8 Vordere Körperhälfte in Seitenansicht. Nach Wegnahme des Integumentes ist die oberflächlichste Muskellage dargestellt. oes: Musc. obliquus externus superficialis. p: Musc. pectoralis. rm: Rectus medialis. rl: Musc. rectus lateralis.

Fig. 9. Seitenansicht der zweiten Muskellage, nach Wegnahme des Musc. obliquus ext. superficialis und des Schultergürtels mit seinen Muskeln. In der vorderen Körperhälfte ist auch der Rectus

lateralis abgetragen (vergl. Fig. 8). oep: Musc. obliquus externus profundus. rm: Musc. rectus medialis. rl: Musc. rectus lateralis. St: Sternal-Platte. An zwei Segmenten ist der Musc. obliquus ext. profundus abgetragen, dadurch wird sichtbar: ice: der Musc. intercostalis externus und ici: Musc. intercostalis internus, welcher hier zugleich ventralwärts einen oberflächlichen obliquus internus bildet. Pl: Processus lateralis pelvis.

Fig. 10. Ventrale Muskulatur von der Bauchfläche aus gesehen. p: Musc. Pectoralis. oes: Musc. obliquus externus superficialis. oep: Musc. obliquus externus profundus. rl: Musc. rectus lateralis. rm: Musc. rectus medialis. ici: Intercostalis internus. oi: Musc. obliquus internus. tr: Musc. transversus. t: Musc. triangularis. Die linke Seite der Figur zeigt die oberflächlichste Muskellage, nur ein kleines Stück des Obliquus ext. superficialis und Rectus lateralis ist abgetragen, um oep: den Musc. obliquus ext. profundus sichtbar zu machen. Auf der rechten Seite der Figur ist in der oberen Hälfte der ganze Rectus lateralis und Obliquus ext. superficialis abgetragen. In der unteren Hälfte ist auch der Obliquus ext. profundus, sowie der Rectus medialis entfernt, sowie von oben nach unten zuerst seitlich der Intercostalis internus, dann der Obliquus internus abgetragen, sodass der Transversus noch eine Strecke weit sichtbar ist.

Fig. 11. **Hatteria.**

Fig. 11. Einige Metamere der rechten Hälfte der Bauchwand von Hatteria, von der Innenfläche aus gesehen, nachdem sie von der ventralen Mittellinie her nach aussen geschlagen wurde. Von oben nach unten ist zuerst das Peritoneum, dann allmählich die verschiedenen Muskellagen abgetragen, sodass wieder die verschiedenen Schichten sichtbar werden. v: Wirbelkörper. 4: vierter Brustwirbelkörper. la: Linea alba. tr: Musc. transversus. oi: Musc. obliquus internus. ici: Musc. intercostalis internus longus und brevis. icid: Musc. intercostalis internus longus dorsalis. ice: Musc. intercostalis externus. oep: Obl. ext. profundus. oes: Musc. obliquus externus superficialis. rp: Musc. rectus profundus. rs: Musc. rectus superficialis.

Tafel III.

Fig. 12. Ventrale Rumpfmuskulatur von **Hatteria**, von der Bauchfläche aus gesehen.

Die linke Seite der Figur zeigt die oberflächliche Muskellage nach Wegnahme des Integuments, nur der vordere Theil des Musc. pectoralis ist abgetragen, um die von der Sternalplatte nach vorn verlaufenden Muskelplatten sichtbar zu machen, welche dem System des Rectus zugehören.

Auf der rechten Hälfte der Figur ist der Pectoralis, ferner die Obliqui externi superficialis und profundus, sowie der Rectus beseitigt. Auch die Sternalplatte ist auf dieser Seite grossentheils weggenommen. p: Musc. pectoralis. oes: Musc. obliquus externus superficialis. rs: Musc. Rectus superficialis. rp: Musc. rectus profundus, an zwei Segmenten sichtbar gemacht durch Wegnahme der Fasern des oberflächlichen Rectus mit zwei Bauchrippen. ici: Musc. Intercostalis internus. icv: Musc. intercostalis ventralis. tr: Musc. triangularis, bei x: Ursprungsfasern desselben, welche sich dem Musc. intercostalis ventralis anschliessen. pl: Processus lateralis pelvis.

Fig. 13—15. Einige Metamere der Bauchwand verschiedener Reptilien von der Innenfläche gesehen.

Die Thiere in Rückenlage wurden längs der Linea alba eröffnet und die Bauchwand lateralwärts auseinander geschlagen. Dann wurde nach Herausnahme der Intestina das Peritoneum vorsichtig abgetragen und von oben nach unten allmählich die einzelnen Muskellagen entfernt, sodass die verschiedenen Schichten sichtbar werden.

Fig. 13. Ein Stück der rechten Bauchwand von **Chamaeleo.** 4: Körper des vierten Brustwirbels. tr: Musc. transversus. la: Linea alba. icid: Musc. intercostalis internus dorsalis longus. ici: Musc. intercostalis internus. ice: Musc. intercostalis externus.

Fig. 14. Ein Stück der linken Bauchwand von **Crocodilus.** Bezeichnungen siehe Fig. 13.

Fig. 15. Ein Stück der rechten Bauchwand von **Cyclodus.** 8: Körper des achten Brustwirbels. oi: Musc. Obliquus internus. icv: Musc. intercostalis ventralis (scalaris). rm: Musc. Rectus medialis. rl: Musc. rectus lateralis. Die übrigen Bezeichnungen siehe Fig. 13.

Tafel IV.

Fig. 16 und 17. Ventrale Rumpfmuskulatur von **Crocodilus**, Seitenansicht. K: Kopf-, S: Schwanzende.

Fig. 16. Oberflächlichste Muskellage nach Wegnahme des Integuments. ic: Musc. ileo-costalis. p: Musc. pectoralis. oes: Musc. obliquus externus superficialis. Bei oep ist derselbe an einem Segment weggenommen, um den Musc. obliquus ext. profundus (oep) zu zeigen. r: Musc. Rectus. tc: Musc. trunco-caudalis.

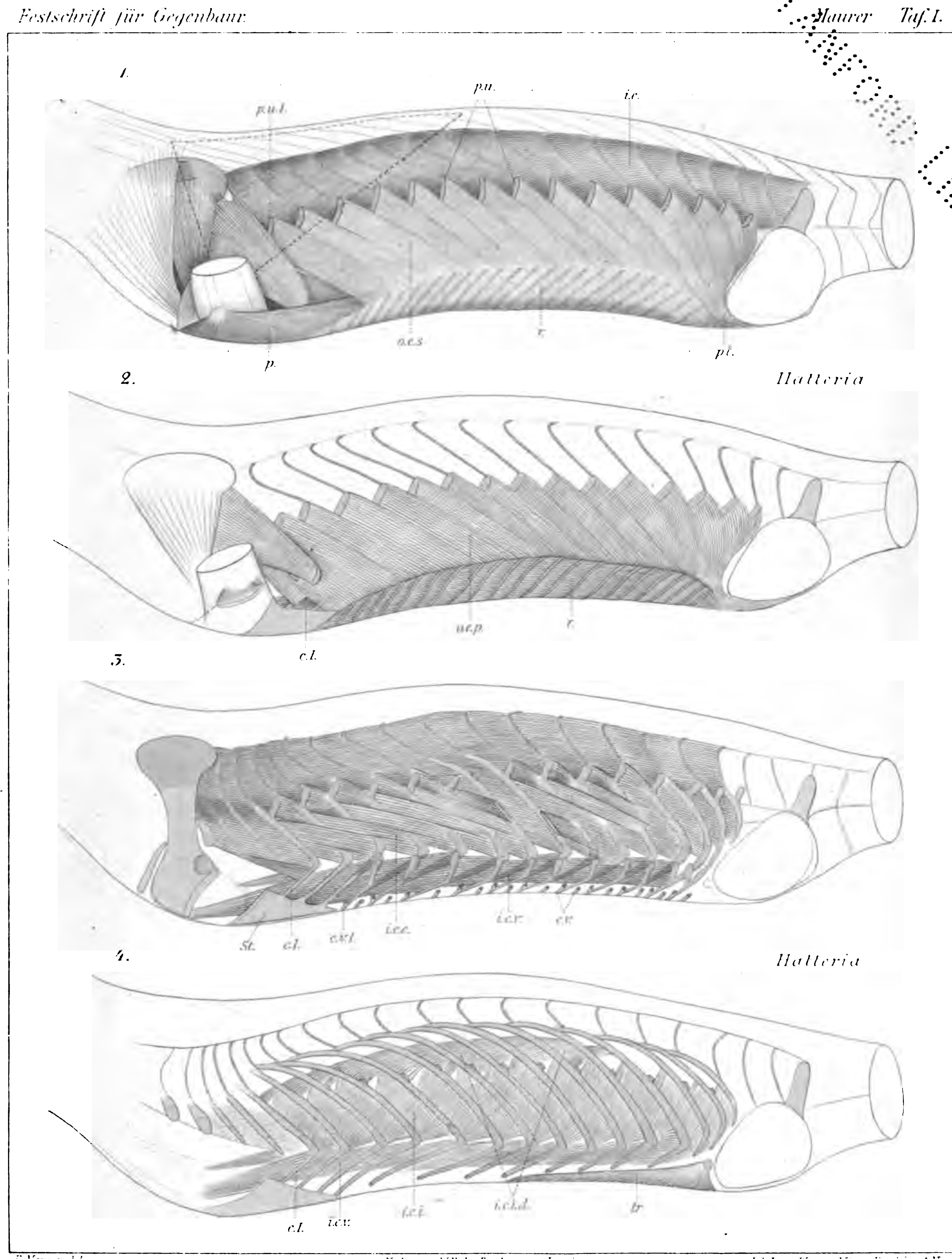
Fig. 17. Tiefere Muskellagen, nach Wegnahme des Schultergürtels mit seinen Muskeln, sowie des Obliquus externus superficialis und profundus. ice: Musc. intercostalis externus. ici: Musc. intercostalis internus. icioi: Dessen lumbaler Theil, wo er den einzigen Musc. obliquus internus dieser Form darstellt. icid: Musc. intercostalis internus dorsalis longus. r: Musc. rectus mit den Bauchrippen. tr: Musc. transversus. ic: Musc. ileo-costalis. St: Sternalplatte.

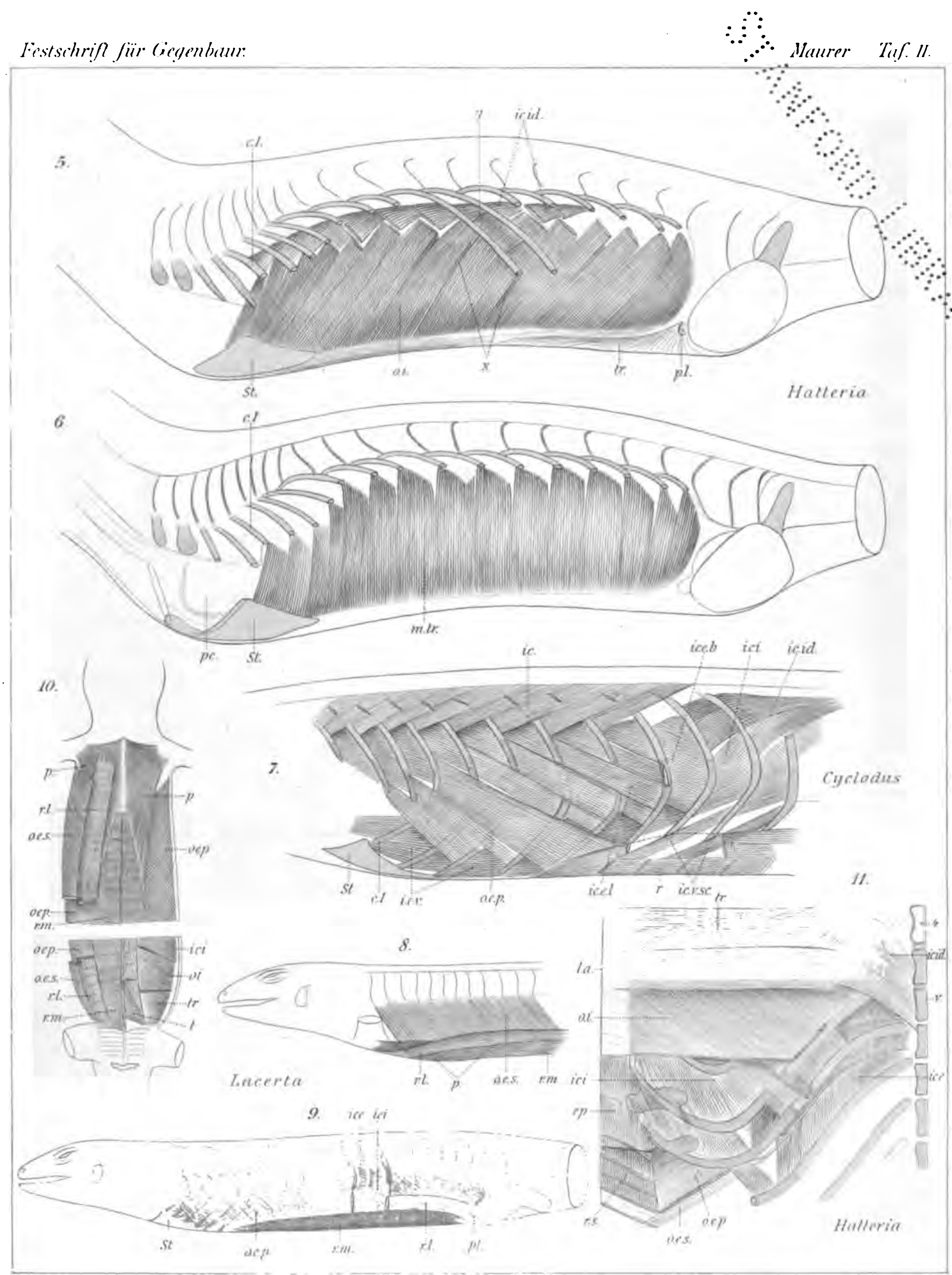
Fig. 18 und 19. Die ventrale Rumpfmuskulatur von **Chamaeleo,** Seitenansicht.

Fig. 18. Oberflächlichste Muskellage nach Wegnahme des Integumentes. p: Musc. pectoralis. ic: Ileocostalis. oe: Einziger Musc. obliquus externus dieser Form. Bei icid: ist der Ileocostalis an zwei Segmenten, sowie ein Stück einer Rippe weggenommen, um zu zeigen: icid: den Musc. intercostalis internus dorsalis longus und ice: den Musc. intercostalis externus.

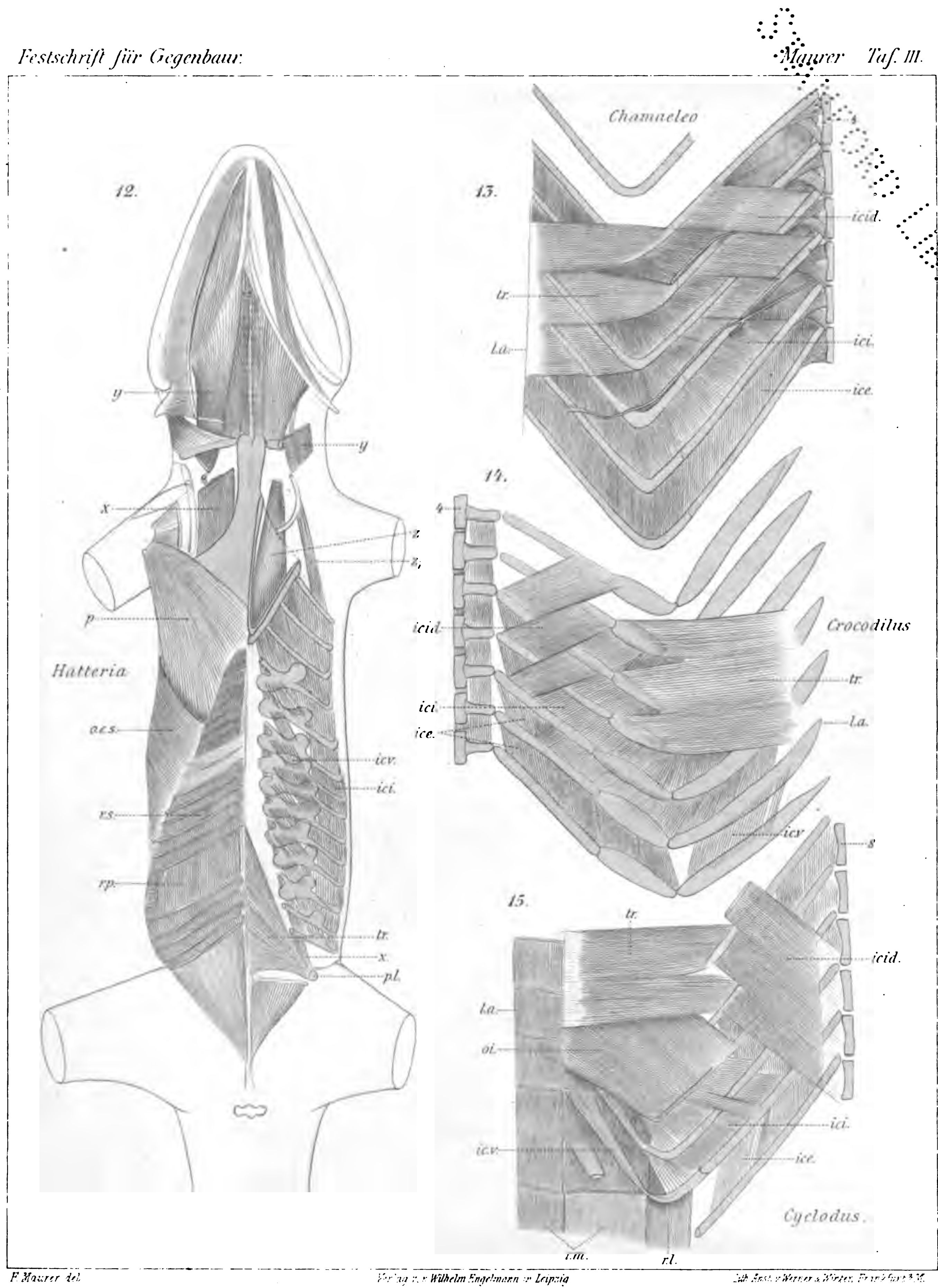
Fig. 19. Schultergürtel sowie Musc. ileocostalis, obliquus ext. und intercostalis externus abgetragen zur Demonstration der tiefen Muskellagen. ici: Musc. intercostalis internus. oi: Derselbe bildet im Lumbaltheil den einzigen Obliquus internus dieser Form. r: Musc rectus, nach vorn sich direkt in den Intercostalis internus fortsetzend. icid: Musc. intercostalis internus dorsalis longus. An drei mittleren Rumpfsegmenten ist der intercostalis internus weggenommen. Dadurch kommt der Musc. transversus (tr) zum Vorschein, welcher an den Rippen nicht nur entspringt, sondern auch zum Theil inserirt (vergl. Taf. III, Fig. 13). P: Peritoneum.

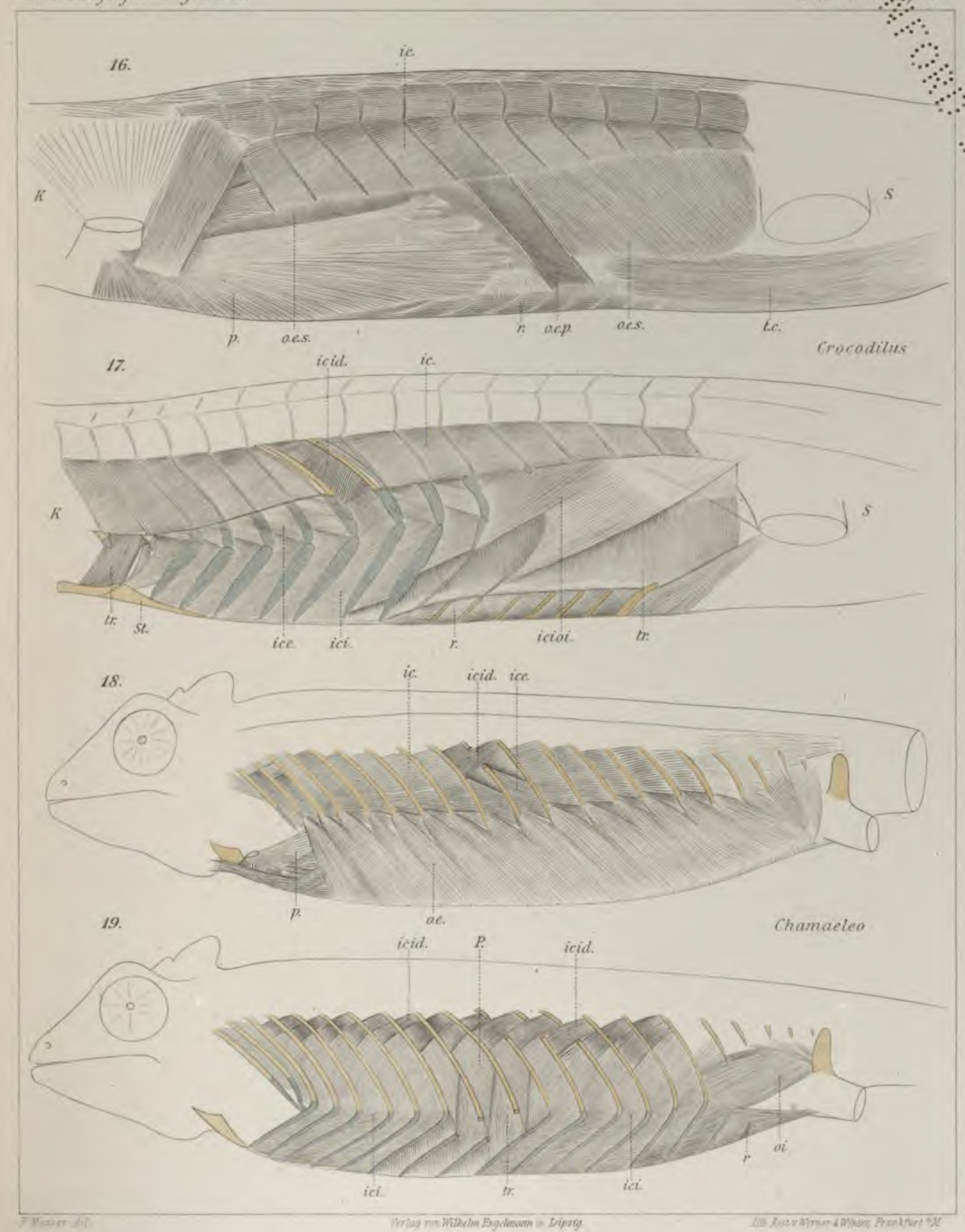
Inhalts-Uebersicht.

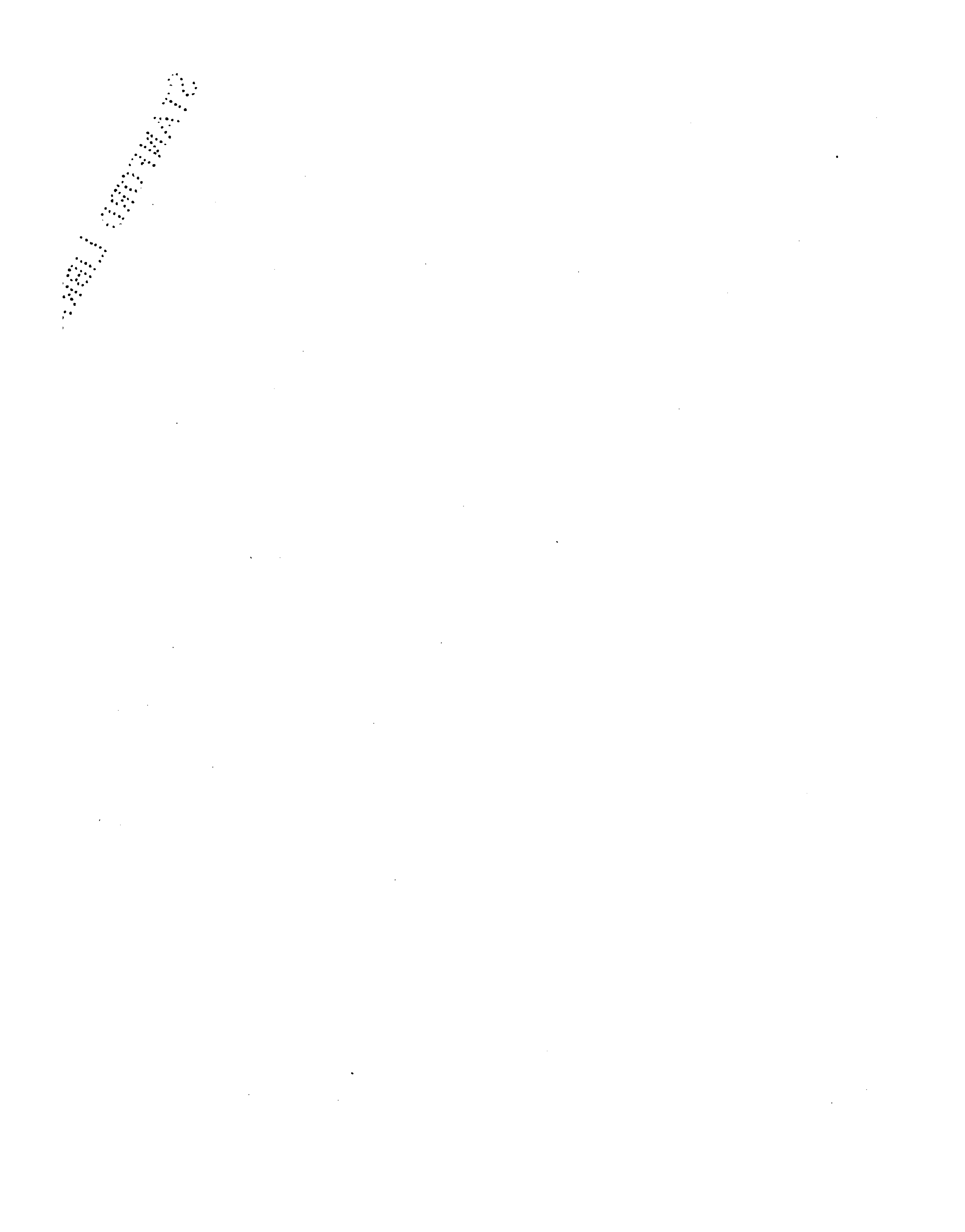

1.
p.u.l.
p.u.
i.c.
o.e.s.
r.
p.
pl.
2.
Hatteria
o.e.p.
r.
c.l.
3.
St.
c.l.
c.v.l.
i.c.e.
i.c.v.
c.v.
4.
Hatteria
c.l.
i.c.v.
i.c.i.
i.c.l.d.
tr.



F. Maurer del. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.


12.
Hatteria
y
y
x
z
z,
p
o.e.s.
r.s.
r.p.
i.c.v.
i.c.i.
tr.
x.
pl.
13.
Chamaeleo
i.c.i.d.
tr.
l.a.
i.c.i.
i.c.e.
14.
Crocodilus
4
i.c.i.d.
i.c.i.
i.c.e.
tr.
l.a.
i.c.v.
15.
tr.
8
i.c.i.d.
l.a.
o.i.
i.c.i.
i.c.e.
i.c.v.
r.m.
r.l.
Cyclodus.


16.
ic.
K
S
p.
o.e.s.
r.
o.e.p.
o.e.s.
t.c.
Crocodilus
17.
icid.
ic.
K
S
tr.
St.
ice.
ici.
r.
icioi.
tr.
18.
ic.
icid.
ice.
p.
oe.
Chamaeleo
19.
icid.
P.
icid.
ici.
tr.
ici.
r
oi



DIE

BRUSTFLOSSE DER CROSSOPTERYGIER

EIN BEITRAG ZUR ANWENDUNG DER ARCHIPTERYGIUM-THEORIE AUF DIE GLIEDMAASSEN DER LANDWIRBELTHIERE

VON

DR. HERMANN KLAATSCH
A. O. PROFESSOR UND ASSISTENT AM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU HEIDELBERG.

MIT TAFEL I—IV UND 42 FIGUREN IM TEXT.

EINLEITUNG.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit wurde mir gegeben durch Gegenbaur's neueste Publikation über das Gliedmaassenskelet der Fische (1894).

Durch eine erneute Untersuchung des Flossenskelets der Crossopterygier war er dazu geführt worden, dies Objekt mit Rücksicht auf die Archipterygiumtheorie anders als früher zu beurtheilen. Hierdurch wurde die Vergleichung des Flossenskelets bei Crossopterygiern, Dipnoern und Selachiern in einer neuen Weise durchführbar, indem bei jeder dieser Abtheilungen die eigenartige Entfaltung einer gemeinsamen Urform sich offenbarte. Als solche stellte sich das Archipterygium heraus, eine biserial mit Strahlen besetzte Knorpelaxe. Bei diesem Anlass wies Gegenbaur mit grosser Umsicht und Schärfe alle jene, in neuerer Zeit aufgetauchten, einseitig embryologischen Theorien zurück, welche die Archipterygium-Lehre zu gefährden gesucht hatten.

Die Arbeit Gegenbaur's beschäftigt sich nur mit den Fischen. Jene andere Seite der Frage, wie denn die Landwirbelthiere bezüglich ihres Gliedmaassenskelets mit den Fischen zu verknüpfen seien, wurde von ihm nicht berührt. Dennoch schien es mir beim Studium der Gegenbaur'schen Arbeit, dass dieselbe auch für den oben bezeichneten Theil des ganzen Problems von grosser Bedeutung werden könnte. Vor allem war es die primitive Stellung des Crossopterygier-Zustandes, welche mir geeignet schien, die ganze Frage in neue Bahnen zu lenken. Die Selachier zeigten sich noch deutlicher als früher in ihrer einseitig entwickelten Richtung. Dazu kam, dass gewisse gemeinsame Charaktere des Crossopterygiums und Cheiropterygiums zum Nachdenken anregen mussten. Damit war natürlich nichts als eine Idee gegeben, und diese erwies sich als solche nicht als neu. Von Emery war dieselbe zuerst vorgebracht worden, indem derselbe eine ganz direkte Verknüpfung der beiden, in Frage kommenden Objekte annahm; dann hatte Pollard sich dieser Hypothese bemächtigt; endlich ist Emery in allerneuester Zeit noch einmal auf diesen neuen Versuch, eines der schwierigsten Probleme der Morphologie zu lösen, zurückgekommen.

Das Studium dieser Arbeiten bestärkte mich in der Vermuthung, dass die ihnen zu Grunde liegende Idee etwas Wahres enthalten müsse, wenn auch die Aus-

führung des Gedankens bei beiden Autoren mich keineswegs befriedigen konnte. Ich vermisste eine genauere Feststellung der Thatsachen bezüglich der Crossopterygier, und die Vergleichung liess grosse Lücken erkennen, gerade in fundamentalen Punkten.

Hierdurch will ich das Verdienst dieser Forscher nicht schmälern. Sie haben den richtigen Weg erkannt, wenn sie ihn auch nicht bis zum Ziele verfolgt haben.

Um zu diesem zu gelangen, erschien es mir nöthig, auf einer breiten Basis die Vergleichung aufzubauen.

In erster Linie war es geboten, das neue Vergleichungsobjekt, die Brustflosse der Crossopterygier selbst einer genauen Prüfung zu unterziehen, und zwar nicht nur bezüglich des Skelets, auf welches sich die bisherigen Vergleichungen beschränkt hatten, sondern auch mit Rücksicht auf die Weichtheile, die Muskeln und Nerven. Auch allgemeinere Verhältnisse, wie Form, Stellung, Bewegungen der Flosse durften nicht vernachlässigt werden. Ein relativ reichliches Material an Polypterus und Calamoichthys unterstützte mich bei diesem Vorhaben. Besonders fruchtbringend war die Möglichkeit, von dem letztgenannten, seltenen Ganoiden mehrere Stufen verschiedener Ausbildung der Flosse, zum Theil auch auf Schnitten untersuchen zu können.

So wurde ein Fundament gewonnen, welches eine genauere morphologische Verwerthung der Thatsachen gestattete. Zunächst musste die Stellung des Crossopterygiums selbst zu anderen Archipterygiumformen dargelegt werden und in diesem Punkte konnte ich mich einerseits kurz fassen, da mich eigene Prüfungen vollständig zu den von GEGENBAUR ausgesprochenen Anschauungen führten; andererseits musste ich diesen Theil der Arbeit einschränken, theils um nicht die gesteckten Grenzen zu überschreiten, theils aus Mangel an geeignetem Material. Das Gewonnene genügte aber, um die Vergleichung des Ichthyopterygium mit dem Cheiropterygium im Allgemeinen so weit durchführen zu können, dass sich die nähere Beziehung des letzteren zum Archipterygium der Crossopterygier, als zu dem der Dipnoer und Selachier ergab, ein Resultat, welches auch durch die Untersuchung anderer Organsysteme gestützt wird.

Damit war die Berechtigung einer spezielleren Vergleichung zwischen Crossopterygium und Cheiropterygium gewonnen, und das Ergebniss derselben führte zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf das Cheiropterygium in einer neuen Weise, wodurch EMERY's und POLLARD's Vermuthungen theils ergänzt, theils bestätigt, theils korrigirt worden sind.

Welche Stellung ich den anderen Gliedmaassentheorien gegenüber einnehme, ergiebt sich aus der Arbeit selbst. Wenn ich in manchen Punkten von den früheren Lehren abwich, so wird man, hoffe ich, erkennen, dass dies nicht in leichtfertiger Weise geschehen ist. In den Hauptpunkten liefert meine Arbeit eine Bestätigung der von GEGENBAUR geschaffenen Grundanschauungen.

I. Zur Anatomie des Crossopterygiums.

Wenn auch die anatomischen Verhältnisse der Crossopterygierflosse von verschiedenen Seiten her zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden sind, so fehlt es doch an einer Bearbeitung dieses Gebietes, welche hinreichend gründlich und gleichmässig durchgeführt wäre, um als Basis für weitreichende, vergleichend-anatomische Betrachtungen dienen zu können. Aus diesem Grunde kann eine eingehende Behandlung des wichtigen Objektes nicht vermieden werden, eines Objektes, dessen Verknüpfung mit höhern und niedern Zuständen in den folgenden Kapiteln dargelegt werden soll.

Hier handelt es sich zunächst um eine rein desriptive Darstellung der thatsächlichen Verhältnisse, und zwar aller Punkte, welche für eine vollständige und einheitliche Erfassung des Objektes von Bedeutung sind. Nicht nur die inneren Befunde des Skelets, der Nerven, der Muskulatur, auch die äusseren Eigenthümlichkeiten der Brustflosse des Polypterus und des Calamoichthys sollen in den Kreis der Betrachtung gezogen werden. Wenn hierbei manches Detail der Erwähnung werth gehalten wird, welches auf den ersten Blick zum Theil als selbstverständlich, zum Theil unwesentlich erscheinen könnte, so werden die späteren Betrachtungen das eingeschlagene Verfahren rechtfertigen.

Es wird sich zeigen, dass die einzelnen Theile der Flosse recht verschieden genau behandelt worden sind. Ueber das Skelet sind wir bisher am besten unterrichtet, namentlich durch GEGENBAUR's Angaben; Muskulatur und Nerven sind sehr wenig bisher berücksichtigt worden — wir waren darin wesentlich auf POLLARD's kurze Mittheilungen angewiesen — und gerade die äusseren Verhältnisse der Form und Haltung der Brustflosse der betreffenden Ganoiden sind nirgends übersichtlich dargestellt worden.

Ich hatte das Glück, über ein ziemlich reichliches Material der seltenen und werthvollen Objekte zu verfügen.

Von Polypterus lagen mir drei ganze Exemplare verschiedener Länge (43 cm, 50 cm, 65 cm) vor. Jugendliche Stadien konnte ich leider nicht erlangen, nur ein Skelet, das offenbar einem relativ kleinen Thier angehörte, fand ich in der hiesigen Sammlung vor. Von Calamoichthys hingegen standen mir gerade einige jüngere Stadien zur Verfügung. Besonders werthvoll war mir ein nur 12 cm langes Exemplar, ferner ein solches von 25 cm Länge, von denen auch Schnittpräparate angefertigt wurden. Von einem dritten ca. 18 cm langen Objekt konnte ich das Flossenskelet untersuchen.

Diese verschiedenen Materialien ergänzen sich gegenseitig. Naturgemäss werden die einzelnen Theile bald an diesem, bald an jenem Vertreter der Crossopterygier besonders zur Prüfung sich eignen; für die gröbern Verhältnisse der Muskeln und Nerven leistet der viel grössere Polypterus bessere Dienste als Calamoichthys, der wieder mehr für die feineren Verhältnisse herangezogen wurde.

Im Ganzen sind ja die Zustände bei beiden Formen im Wesentlichen übereinstimmende. Die Hintergliedmaasse, welche bekanntlich nur noch bei Polypterus und auch hier in reduzirter Form vorhanden ist, habe ich nicht weiter berücksichtigt, da sie für unsere Zwecke keine weitere Bedeutung weder im positiven noch negativen Sinne besitzt, und da der rudimentäre Charakter derselben ausser Zweifel steht.

A. Aeussere Verhältnisse, Form, Stellung und Bewegungen.

Die Lage der Brustflosse ist bei beiden Crossopterygiern durch die Beziehung des Schultergürtels zum Eingang der Kiemenhöhle gegeben, deren hintere Umrandung derselbe erst liefert. Der Opercularapparat kann bei der natürlichen Lagerung der Theile den Schultergürtel und auch noch die Ursprungsstelle der Extremität überragen; dies ist namentlich bei dem jungen Calamoichthys der Fall (Textfigur 1), dessen Operculum sich in einen langen Fortsatz auszieht, den ich für das Rudiment einer äusseren Kiemenbildung halte, wie ein solches in ähnlicher Weise bei Polypterus beobachtet worden ist. Bei den älteren Thieren und bei Polypterus (Textfigur 2, 3) tritt die Brustflosse freier hervor.

Die Form der Brustflosse kann im Allgemeinen als die einer Platte bezeichnet werden, an welcher, wie bei jeder Fischflosse, zwei Abschnitte zu unterscheiden sind.

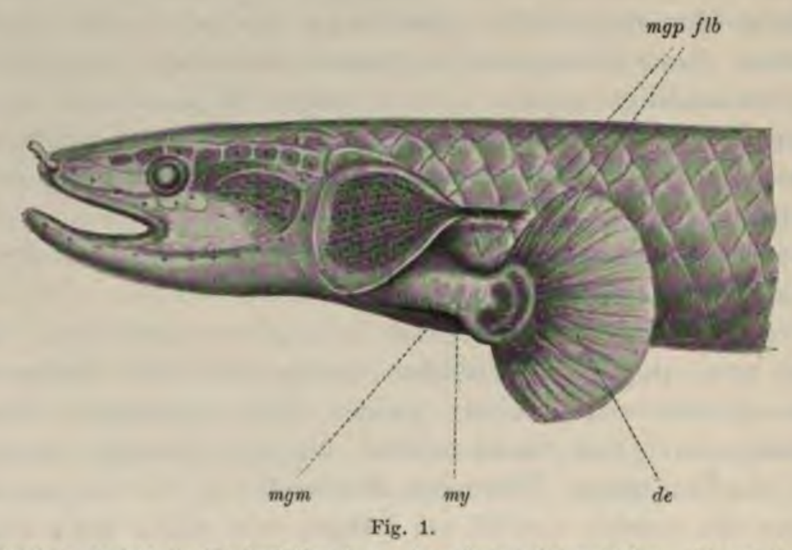


Fig. 1.

Seitliche Ansicht des Vordertheiles eines 12 cm langen Calamoichthys. Vergr. 7 : 1.

Ich schlage für diese, wie für andere Formen die Bezeichnungen des „myalen“ und „dermalen“ Theiles für die proximale und distale Partie des Pterygiums vor. Nur der proximale Theil (*my*) wird von Muskulatur eingenommen und scheidet sich scharf von dem das dermale Flossenskelet bergenden Hautsaum (*de*). Die Trennungslinie beider Abschnitte nenne ich die „Flossenbogenlinie“ (*flb*).

In der gewöhnlichen Haltung, die wir als die Ruhelage bezeichnen wollen, zeigt die Flosse eine mediale und eine laterale Fläche, einen dorsalen (*mgp*) und einen ventralen Rand (*mgm*), welche sich in der nicht immer besonders ausgeprägten, distalen Flossenspitze (*ap*) vereinigen.

Die Flosse hebt sich mit einer verschmälerten Partie vom Rumpfe ab, welche wir als den Flossenstiel bezeichnen können. Den von hieraus sich durch Divergenz der Ränder zu bedeutenderer Ausdehnung entfaltenden Abschnitt des Myaltheils dürfte man vielleicht als Flossenplatte im engeren Sinne noch besonders hervorheben.

Alle diese Theile bieten uns im Einzelnen nicht unwesentliche Verschiedenheiten dar, die wir an der Hand der Textfiguren 1—5 etwas genauer betrachten wollen.

Das jüngste untersuchte Stadium — der 12 cm langen Calamoichthys (Textfigur 1) — zeigt auffallende Besonderheiten in Vergleichung mit den anderen Objekten.

Die Längsaxe der Flosse ist schräg ventrocaudal gerichtet. Am Myaltheil sondert sich der Stiel deutlich von einer Platte. Der Dermaltheil erscheint fächerförmig, sodass an dem rundlichen distalen Rande eine Flossenspitze nicht zu unterscheiden ist.

Die Länge der ganzen Flosse beträgt ungefähr 4,5 mm, wovon 2,5 mm auf den Myaltheil kommen.

Der Flossenstiel hebt sich in einer Linie vom Körper ab, welche schräg von dorsocaudal nach ventrocranial zieht. Die laterale Fläche des Stiels ist schwach gewölbt, die innere mehr plan. Der Flossenstiel verjüngt sich distal stark und erhält damit einen dorsalen und einen ventralen Rand schärfer ausgeprägt. Der dorsale ist bedeutend kürzer als der ventrale. Der dorsale Rand zeigt eine starke in dorsaler Richtung konkave Einziehung; der distale Theil des Randes zieht steil empor zum entsprechenden Rande des Dermaltheils. Auch der ventrale Rand des Myaltheils zeigt eine Einziehung; diese ist aber mehr lokaler Art und liegt weiter proximal; auf dieselbe folgt distal eine Vorwölbung, welche in einem stumpfen Winkel gegen den Rand des Dermaltheils sich absetzt. Diese starke Divergenz der Ränder verleiht dem Dermaltheil die eigenthümliche Art seiner Ausbreitung; auch spiegelt sie sich wieder in der Divergenz der knöchernen Flossenstrahlen, welche, wie GEGENBAUR bereits betont hat, ungetheilt sind und bei unserem Objekt in einer relativ geringen Anzahl vorhanden sind.

Die Besonderheit der Platte verdient vor allem hervorgehoben zu werden; die laterale Fläche derselben zeigt eine eigenthümliche Pigmentirung. Hier fehlen noch Schuppenbildungen, während der übrige Theil, die laterale Fläche des Stiels, solche als sehr kleine Bildungen erkennen lässt.

Das ältere Exemplar des Calamoichthys bietet ganz andere Befunde dar (Textfigur 2). Die Richtung der Flossenlängsaxe ist eine andere geworden; sie steigt dorsocaudal ein wenig an. Die Dimensionen der ganzen Brustflosse haben nicht mit der Grössenzunahme des Thieres gleichen Schritt gehalten. Die Figuren zeigen ohne Weiteres, dass die Extremität im späteren Stadium relativ kleiner ist,

als im früheren. Die Form des ganzen Gebildes ist dabei plumper und gedrungener geworden. Der Dermaltheil (*de*) hat sich in dorsoventraler Richtung verschmälert, der vorher ausgebreitete Fächer erscheint gleichsam zusammengelegt. Damit prägt sich eine Flossenspitze aus; die Zahl der Strahlen des Dermalskelets hat zugenommen.

Der Myaltheil (*my*) erscheint im Ganzen mehr abgeplattet, durch eine Abflachung auf seiner lateralen Seite, welche nunmehr ganz die Beschaffenheit des umgebenden Integumentes mit seinen Schuppenbildungen angenommen hat. Der „Stiel" ist nicht mehr deutlich von der „Platte" gesondert, und die Ränder haben

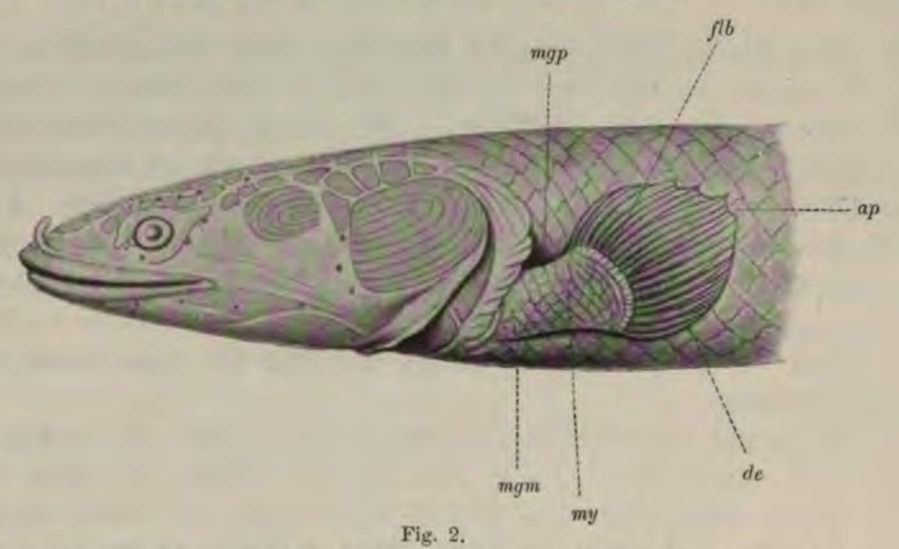


Fig. 2.
Seitliche Ansicht vom Vordertheil eines 25 cm langen Calamoichthys. Vergr.: 4 : 1.

ihre charakteristischen Biegungen verloren, erscheinen mehr gerade gestreckt, und nur der durch die Kenntniss des früheren Stadiums geschärfte Blick vermag noch schwache Andeutungen der früheren Gestaltung zu errathen.

Die Flossenbogenlinie hat sich auch verändert; sie zieht jetzt schräg vom distalen Ende des dorsalen Randes in caudaler Richtung zum entsprechenden Punkte des ventralen. Ihre Krümmungen lassen sich nicht mehr auf Theile eines Kreises beziehen, und damit prägen sich Besonderheiten aus, welche wir in grösserer Schärfe bei Polypterus antreffen werden.

Diese Veränderungen der Calamoichthysflosse deuten im Ganzen auf regressive Modifikationen des Organes hin, und in diesem Sinne scheint mir auch das Ergebniss einer gelegentlichen äusseren Prüfung der Brustflosse eines ca. 40 cm langen Exemplares zu sprechen.

Die Flosse hatte auch hier nicht in einer dem ganzen Körper entsprechenden Weise zugenommen, sie war noch gedrungener und ungegliederter geworden; die Ränder verliefen gerade, nur am ventralen zeigte sich eine kleine, vielleicht auf frühere Befunde der Art hinweisende Einkerbung.

Wenden wir uns nun zu Polypterus, so finden wir hier im Ganzen Zustände, welche an die ältesten von Calamoichthys sich anreihen lassen, nur ist die Brustflosse im Ganzen relativ mächtiger entfaltet, wie bei dem anderen Crossopterygier. Ich finde die Zustände bei den verschiedenen Exemplaren wesentlich übereinstimmend und wähle als Beispiel das für die Textfiguren 3. 5. 6 verwerthete 50 cm lange Thier.

In der Ruhelage würde eine durch die Mitte der Flosse gelegte Längsaxe in dorsocaudaler Richtung ansteigen. Eine solche Axe prägt sich jedoch nicht in der Mitte, sondern mehr dem ventralen Rande genähert aus, durch die am Dermaltheile befindliche Flossenspitze. Eine solche findet sich jedoch nicht immer mit gleicher Deutlichkeit; bei den kleineren Exemplaren tritt sie besser hervor als bei den grösseren.

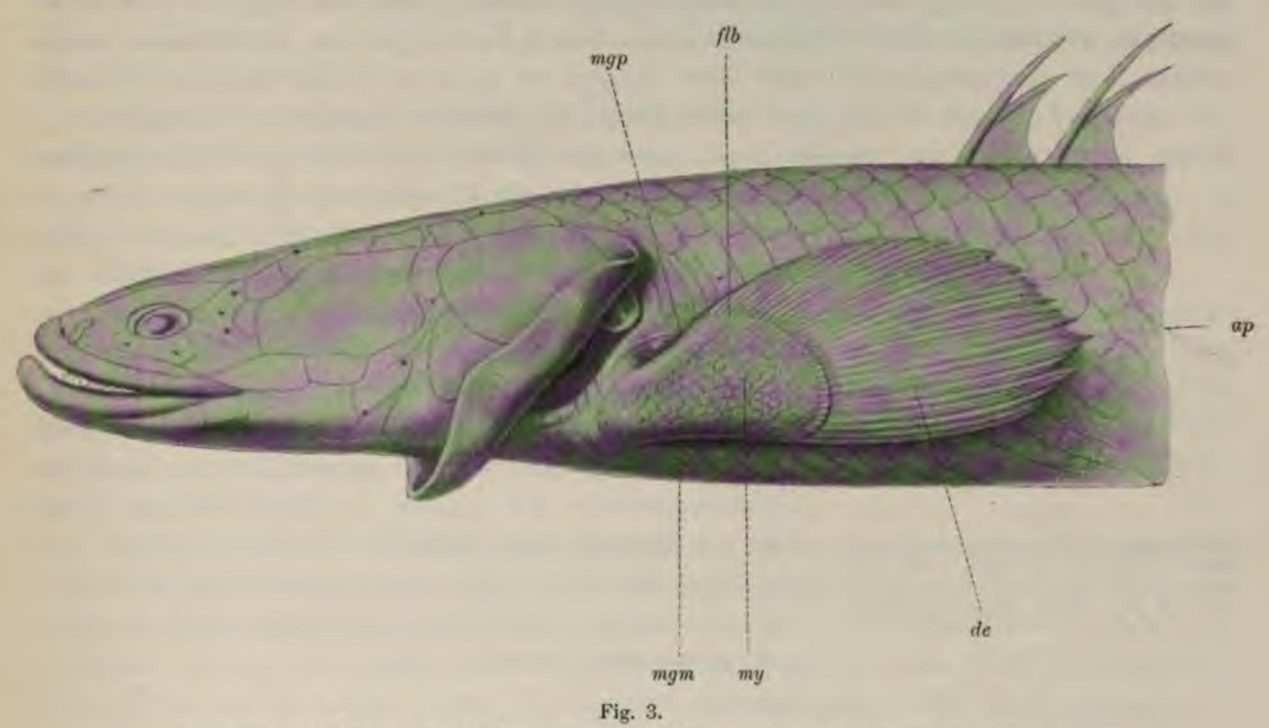


Fig. 3.
Seitliche Ansicht des Vordertheiles eines 50 cm langen Polypterus. Etwas verkleinert.

Der Dermaltheil (*de*) besitzt eine etwas grössere Länge als der Myaltheil (*my*). Die Ränder beider Theile gehen kontinuirlich in einander über und bilden nicht, wie bei Calamoichthys einen Winkel mit einander.

Die distal sich gabelnden Strahlen des Dermalskelets sind in viel grösserer Zahl vorhanden, als bei Calamoichthys. Am Myaltheil sind Stiel und Platte nicht deutlich von einander gesondert. Ersterer hebt sich in einer annähernd senkrecht zur Körperlängsaxe, jedoch etwas schräg cranioventral absteigenden Linie vom Körper ab. Seine laterale Fläche ist stark gewölbt, so dass ihre Begrenzung auf dem Querschnitt sich konvex darstellen würde, während die mediale Fläche plan erscheint. Distal plattet sich die Flosse mehr ab und nimmt in dorsoventraler Rich-

tung schnell an Breite zu. Auch hier ist ein dorsaler und ventraler Rand deutlich ausgeprägt, von denen der erstere an Länge beträchtlich hinter dem letzteren zurücksteht. Beide Ränder verlaufen fast ganz gerade; sie zeigen nur ganz geringe Ausbuchtungen, welche die ganze Längsaxe des betreffenden Randes einnehmen.

Dorsaler und ventraler Rand divergiren stärker als bei Calamoichthys, sie bilden mit einander einen Winkel von nahezu 45°.

Bemerkenswerth ist die Verlaufsrichtung der Flossenbogenlinie. Dieselbe zieht bei Polypterus in der Ruhelage der Flosse vom dorsalen Rand zuerst caudal, dann biegt sie, zuerst allmählich, dann schärfer ventral um und erreicht in cranialer Richtung den Ventralrand. Ihre Krümmung ist keine einheitliche, lässt sich nicht auf einen Kreisbogen beziehen. Wir können dieselbe dadurch charakterisiren, dass wir die ganze Linie in zwei Abschnitte zerlegen, einen grösseren dorsalen und einen kleineren ventralen. Beide gehören verschiedenen Kreisbögen an, der dorsale einem solchen von grösserem und zwar etwa doppelt so grossem Radius als der ventrale.

Auf Textfigur 4 ist diese Zerlegung der Flossenbogenlinie in chematischer Weise angedeutet. Da erkennt man, dass die Mittelpunkte der beiden konstruirten Kreise (1 u. 2) in die Flossenplatte zu liegen kommen und zwar in die Nähe des ventralen Randes. Hier folgen sie einander so, dass der Mittelpunkt des dorsalen Kreises (p) mehr proximal, der des ventralen mehr distal (d) gelegen ist. Diese Betrachtung der Flossenbogenlinie ist freilich insofern etwas schematisch, als es sich nicht um reine Kreisbogen, sondern wohl eher um Theile von Ellipsen handeln dürfte; aber das Charakteristische des ganzen Verhaltens kommt deutlich zur Geltung, das schärfere Umbiegen gegen den ventralen Rand zu, und damit ergiebt sich eine Konfiguration, deren Bedeutung durch spätere Betrachtungen sich herausstellen wird.

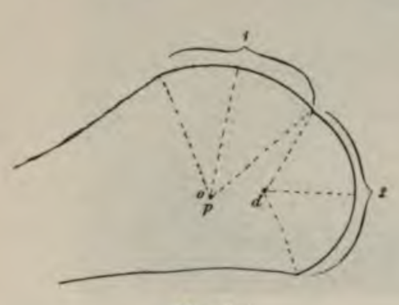


Fig. 4.
Schema der Flossenbogenlinie des Polypterus. Zerlegung der Linie in die Theile zweier Kreise, eines grossen 1 mit Centrum p, und eines kleinen 2 mit Centrum d.

Fassen wir sämmtliche über die äussere Form des Crossopterygium ermittelten Thatsachen zusammen, so gelangen wir zu folgendem Ergebniss:

Das Crossopterygium stellt eine plattenförmige Extremität dar, welche mit einem verschmälerten Stiel in einer annähernd dorsoventral verlaufenden Ursprungslinie sich vom Körper abhebt. Ihre beiden Abschnitte, Myaltheil und Dermaltheil werden durch eine äusserst charakteristisch gekrümmte Flossenbogenlinie von einander geschieden. Dorsaler und ventraler Rand des Myaltheils, von denen der erstere der längere ist, laufen anfangs einander nahezu parallel, später divergiren sie stärker. Auch zeigen diese Ränder anfangs Einziehungen, welche sich später ausgleichen.

Wenn eine Flossenspitze ausgeprägt ist, so findet sie sich dem ventralen Rand genähert. In der Ruhelage unterscheiden wir eine laterale und eine mediale Fläche, von denen die letztere dem Rumpfe flach anliegt.

Die ganze Konfiguration des Crossopterygiums ist in Jugendzuständen eine schlankere, weniger plumpe als später.

Bei der grossen Uebereinstimmung zwischen den beiden Crossopterygiern genügt es, wenn wir die verschiedenen Stellungen, welche die Flosse zum Körper einnehmen kann und die verschiedenen Möglichkeiten der Bewegungen, welche die Flosse auszuführen vermag, an den gröbern und mehr übersichtlichen Verhältnissen des Polypterus prüfen.

Hierbei wollen wir nur einige Hauptpunkte herausgreifen, die sich für die späteren vergleichenden Betrachtungen als wichtig erweisen.

Die Bewegungen der Flosse können wir in zwei Gruppen unterbringen, je nachdem durch dieselben Theile der Flosse zu einander ihre Stellung ändern, oder die Flosse im Ganzen zum Rumpf in eine andere Lage gebracht wird.

Beginnen wir mit den letzteren, so müssen wir die Art des Gelenkes berücksichtigen, durch welches die freie Extremität dem Schultergürtel angefügt ist. Dies ist bekanntlich ein ziemlich freies Gelenk, welches wohl den Namen einer Arthradie verdient, wobei der Gelenkkopf vom Knorpel des primären Schultergürtels, die demselben nicht kongruente Pfanne von Theilen der Extremität geliefert wird. (Textfigur 10, Taf. IV.)

Hieraus ergiebt sich eine grosse Freiheit der Flosse bezüglich ihrer Exkursionen, und diese können wir unter folgende Rubriken bringen.

1. Bewegungen um eine transversale Axe. Dieselben werden sich in einem Heben und Senken der Flossenränder äussern; sie sind nicht sehr ergiebig. Ich will sie als Levation und Depression unterscheiden. Bei der Levation wird der Dorsalrand dem Kopfe genähert, bei der Depression davon entfernt.

2. Bewegungen um eine dorsoventrale Axe. Hierbei verharren die Ränder im gleichen Niveau; die mediale Fläche wird vom Körper entfernt, oder ihm genähert. Die Ausdrücke Abduktion und Adduktion dürften dies treffend wiedergeben. Eine Abduktion ist bis zu einem rechten Winkel möglich.

3. Bewegungen um die Flossenlängsaxe. Wie schon betont, liegt die letztere, soweit eine Flossenspitze sie andeutet, dem ventralen Rand genähert. Dies bestätigt sich auch bei der Bewegung. Offenbar handelt es sich hier um Rotationen, bei welchen bald der dorsale, bald der ventrale Rand lateralwärts gebracht wird. In Analogie mit den Drehbewegungen an der Extremität höherer Wirbelthiere dürfen wir vielleicht die Extreme dieser Rotationen als Pronation und Supination bezeichnen. Das Einwärtsrollen der ganzen Extremität wird den dorsalen Rand nach

aussen bringen, die mediale Fläche dorsal und die laterale Fläche ventral stellen*). Diese **Pronationslage** ist auf Textfigur 5 wiedergegeben. — Sie zeigt das Extrem dieser Bewegung an, wobei die Flosse senkrecht zur Körperoberfläche gestellt ist.

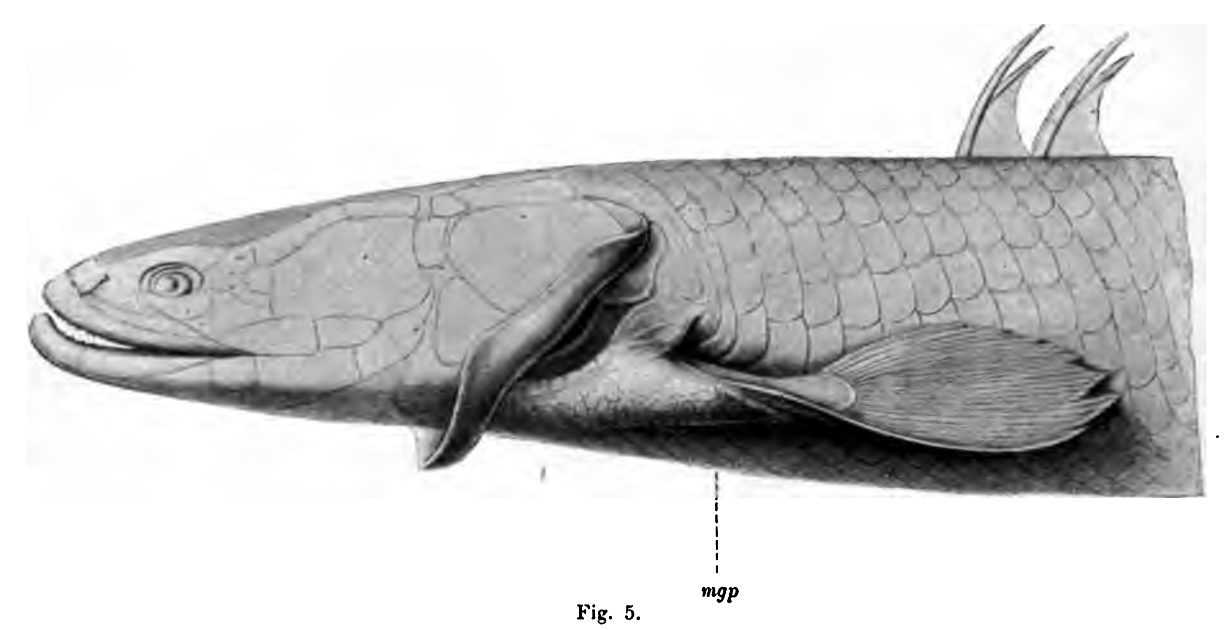


Fig. 5.
Seitliche Ansicht der Vorderfläche des Polypterus, Flosse in „Schwimmstellung".

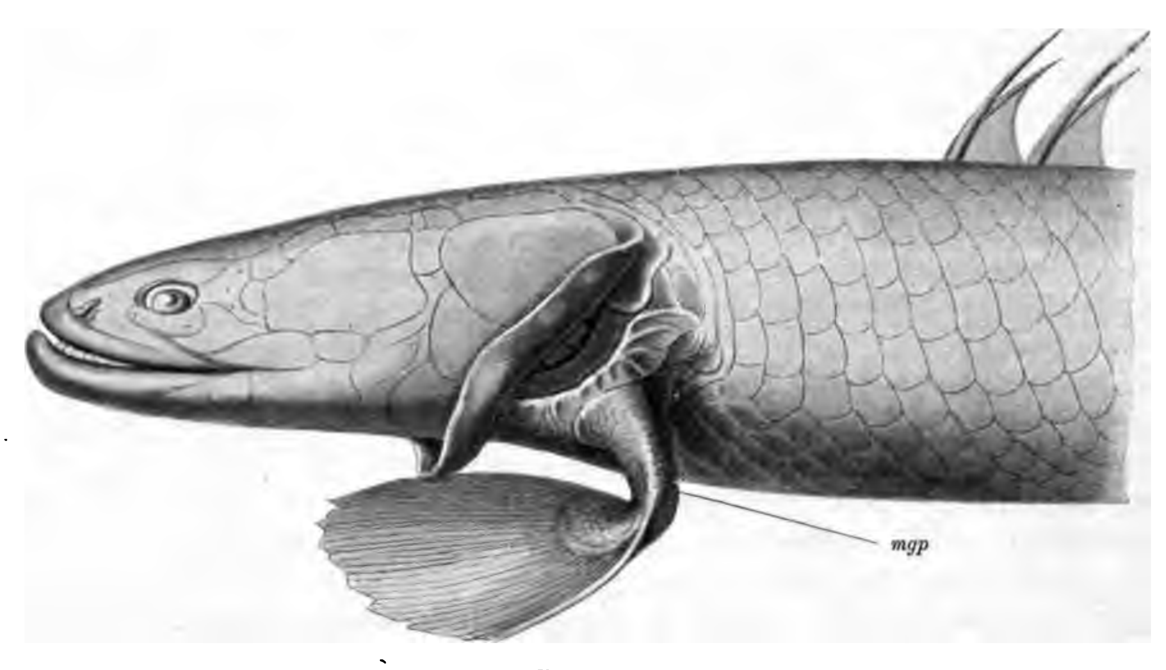


Fig. 6.
Seitliche Ansicht der Vordertheile des Polypterus, Flosse in „Stützstellung".

*) POLLARD hält die laterale Fläche für die eigentliche ventrale und die medial für die „true dorsa surface", geht also von einer Pronationsstellung als der ursprünglichen aus.

Die andere Art der Bewegung, die Supination ist nicht in demselben Maasse ausführbar, sie wird dies nur in Verbindung mit der Abduktion.

Manche Bewegungen können sich miteinander kombiniren; die drei angeführten Hauptaxen sind nicht die einzigen. So kann die Pronation mit Abduktion einhergehen, oder es können Depression, Abduktion und Pronation den Flossenstiel annähernd senkrecht (Textfigur 6) zur Körperlängsaxe stellen.

Die andere Art der Bewegungen, durch welche Theile der Flosse selbst ihre Stellung zu einander ändern, ergiebt zwei Möglichkeiten. Diese Verlagerungen können annähernd parallel zur Längsaxe sich vollziehen, oder annähernd senkrecht dazu.

Den ersten dieser beiden Lokomotionsmodi werden wir uns als eine vom einen Rand der Flosse zum andern fortschreitende Wellenbewegung zu denken haben, wie ja dies wohl bei andern Fischflossen sich ebenfalls findet; interessanter ist für uns die Thatsache, dass Abknickungen von Theilen innerhalb der Flosse senkrecht zur Axe ausführbar sind. Die Bezeichnungsweise derselben macht einige Schwierigkeiten, doch dürfte die Benennung als Flexion und Extension keine Unklarheiten mit sich bringen. Bei diesen Bewegungen kann vor allem der distale Abschnitt des Myaltheils in Winkelstellung zum übrigen gebracht werden. Dies ist besonders in der Extensionsrichtung (Textfigur 6) ausführbar.

Von allen diesen Stellungen der Flosse möchte ich zwei als besonders wichtig herausgreifen, die auf den Textfiguren 5 und 6 ihre Darstellung gefunden haben.

Die eine derselben, die ausgesprochene Pronation, möchte ich als „Schwimmstellung" im engeren Sinne bezeichnen. Die andere, welche rein passiv dadurch erzeugt wird, dass man die Flossenplatte auf eine Unterlage bringt, nenne ich die Stützstellung. Bei der letzteren bildet der ursprünglich dorsale Rand, der nunmehr lateral gekehrt ist, mit seinem proximalen Ende eine schwache rundliche, caudal konvexe Krümmung, während weiter distal im Bereich des Myal- und Dermaltheiles eine zweite, schärfere Knickungsstelle sich findet. Wesshalb ich auf diese beiden Stellungen besonderes Gewicht lege, wird sich aus dem Späteren ergeben.

B. Skelet.

Das Brustflossenskelet der Crossopterygier ist in allen Hauptpunkten durch GEGENBAUR's Untersuchungen genau bekannt geworden. Einige Ergänzungen erfuhren seine Angaben durch POLLARD und PARKER, während EMERY bei der morphologischen Verwerthung des Objektes für dieses selbst keine neuen Thatsachen beibringt. — Ferner findet sich bei HOWES eine Abbildung des Objektes.

GEGENBAUR hat sich zweimal mit dem vorliegenden Gegenstande beschäftigt. Seine Untersuchungen über die Brustflosse der Fische bringen die erste, gute Schilderung und Abbildung des Skelets der Polypterusbrustflosse. Indem er dieselbe mit dem entsprechenden Organ der Selachier in Parallele setzte, bezeichnete er die

Hauptskeletstücke des Crossopterygiums als Pro-, Meso- und Metapterygium. Pro- und Metapterygium stellen längliche, wie Röhrenknochen gestaltete Stücke mit knorpeligen Epiphysen und knöchernem Mittelstück dar. Das kürzere Propterygium liegt dorsal, das längere Metapterygium ventral (cf. GEGENBAUR 1865, Taf. VIII Fig. 6). Das Mesopterygium wird durch eine dreieckige Knorpelplatte repräsentirt, in welcher sich eine platte rundlich, begrenzte Ossifikation findet. „Der breite Rand" des Mesopterygiums trägt 16 Radien, die nur an den Enden knorpelig sind und sich ähnlich den Radiengliedern der Rochen gestaltet zeigen. Am distalen Ende dieser Reihe von Radiengliedern folgt eine Reihe von kleinen Knorpelchen, welche zahlreicher sind als die Glieder der ersten Reihe, somit wenigstens theilweise nach der Erscheinung der Dichotomie beurtheilt werden müssen. Diese zweite Reihe wird vom sekundären Flossenskelet bedeckt und ist den früheren Untersuchern entgangen. Am Propterygium folgt auf das Basale nur ein einziges längeres Knorpelstück und ebenso verhält sich das Metapterygium (pag. 148). Das Mesopterygium ist von der Verbindung mit dem Schultergürtel ausgeschlossen.

In einer späteren Arbeit (1894) hat GEGENBAUR mit der geänderten Auffassung der morphologischen Bedeutung auch die Bezeichnung der drei Hauptstücke modifizirt. Er erblickt in der Mittelplatte den Stamm des Archipterygiums, Pro- und Metapterygium stellt er mit den Radien zusammen und nennt sie „Marginalia". Im Uebrigen bringt diese neuere Publikation auch einige thatsächliche Ergänzungen der früheren Schilderung, sowie eine solche nebst Abbildung vom Brustflossenskelet des Calamoichthys.

Im Ganzen findet GEGENBAUR den Zustand von Calamoichthys mit dem von Polypterus übereinstimmend, nur ist die Zahl der Radien geringer.

Die einzigen früheren Angaben über Calamoichthys rührten von PARKER her, dem EMERY die betreffende Abbildung entlehnt hat.

PARKER nennt die drei Hauptstücke präbrachiale, die „Radien" (GEGENBAUR) postbrachiale Strahlen. Die auf pag. 16 Fig. 1c gegebene Abbildung ist in manchen Punkten äusserst unvollkommen und mit den Thatsachen nicht harmonirend; so fällt ein in natura gar nicht existirender Abstand zwischen den Hauptstücken und den Strahlen auf. Andererseits ist auf dieser Abbildung einiges von GEGENBAUR's Schilderung recht abweichend wiedergegeben, — Punkte, in welchen PARKER in der That zum Theil ganz gut beobachtet hat, wenn auch die Wiedergabe dieser Wahrnehmungen nicht befriedigen kann. Die beiden präbrachialen Randstrahlen sollen mit einander an ihrer Verbindungsstelle mit dem Schultergürtel konfluiren, während GEGENBAUR sie als vollständig von einander gesondert darstellt. Ferner ist sehr auffallend der kontinuirliche Zusammenhang der distalen, knorpeligen Epiphyse des ersten präbrachialen Strahles (GEGENBAUR's Propterygium) mit der Mittelplatte. Während diesen Angaben etwas Richtiges zu Grunde liegt, stellt der angebliche Ausschluss des Metapterygiums vom Schultergürtel (— wenigstens auf der Figur sichtbar, im Text nicht weiter erörtert —) einen Irrthum dar.

Ueber Polypterus finde ich in der Litteratur nur noch einiges bei WIEDERSHEIM, POLLARD und HOWES. Ersterer giebt eine im Ganzen zutreffende Abbildung. Auffallend an derselben ist, dass der eine Strahl als distal gegabelt dargestellt ist, eine Angabe, die sich in ähnlicher Weise bei POLLARD wiederholt. Zwischen Propterygium und die Strahlen lässt WIEDERSHEIM eine schmale Knorpelpartie des Mesopterygium sich einschieben. Im Mesopterygium sind mehrere Durchbrechungen („Nervenlöcher") angegeben. Dem Propterygium sitzt im distalen Drittel ein kleines knorpeliges Skeletstück aussen an, welches früheren Beobachtern entgangen war. Auch POLLARD macht auf dasselbe aufmerksam.

Dasselbe Skeletstück findet sich auch auf der Abbildung, welche HOWES (Taf. III Fig. 11) gegeben hat. Was letztere betrifft, so stimmt sie mit denen der Vorgänger im Allgemeinen überein. Als postaxiale Strahlen fasst HOWES das Metapterygium und einen ihm benachbarten Strahl auf, welcher nach der Figur sich durch seine Grösse und mehr proximale Lage von den anderen unterscheiden würde. Die den Marginalien distal aufsitzenden Knorpel sind sehr richtig wiedergegeben. Am Mesopterygium fällt einiges mit Rücksicht auf die jugendliche Beschaffenheit des Objektes auf, das mit meinen Wahrnehmungen nicht ganz übereinstimmt.

Aus dieser Litteraturübersicht ergiebt sich das Postulat einer erneuten, etwas mehr eingehenden Schilderung des crossopterygialen Skelets. Indem wir hierbei zunächst völlig von vergleichenden Betrachtungen absehen, wollen wir rein deskriptiv die Thatsachen feststellen und die Unterschiede meiner Wahrnehmungen von denen meiner Vorgänger betonen.

Was nun zunächst die Nomenklatur anbelangt, so schliesse ich mich in diesem Punkte an GEGENBAUR an. Neue Bezeichnungen für die einzelnen Hauptstücke hat er nicht eingeführt, abgesehen von dem Namen „Marginalia", mit welchem er in passender Weise Pro- und Metapterygium zusammenfasst, eine Bezeichnung, die ich acceptiren möchte. Im Uebrigen aber werde ich die alten Termini, Pro-, Meso- und Metapterygium fortführen, obwohl ich ebensowenig wie GEGENBAUR dieselben den gleichbenannten Theilen der Selachierflosse für homolog erachte. Lieber würde ich für die letztere eine Aenderung der Nomenklatur wünschen, als dass diese Bezeichnungsweise dem Crossopterygium entzogen würde.

Für die Strahlen, welche dem Mesopterygium ansitzen, möchte ich eine andere Bezeichnungsweise einführen, und zwar scheint mir die von EMERY gebrauchte der „Actinalia" recht geeignet zu sein.

Auf die Theile des Dermalskelets gehe ich nicht ein, wie überhaupt nur die für Späteres wichtigen Punkte ausführlich behandelt werden sollen. Aus diesem Grunde möchte ich hier den Schultergürtel nur ganz beiläufig berühren. Ich verweise bezüglich der Auffassung desselben auf GEGENBAUR's Arbeit über Clavicula und Cleithrum.

Seiner Auffassung und Nomenklatur mich anschliessend, bezeichne ich den paarigen, der Medianlinie sich anschliessenden, schuppenartigen Knochen als Clavicula (*Clav.*) und die darunter liegende, dem primären Schultergürtel angehörende

Ossifikation als Cleithirum (*Clei.*)*). Es kommt aber bei Polypterus, wie GEGENBAUR betont, noch eine zweite Ossifikation am Gürtel vor. Dieselbe liegt dem Gelenkkopf (*Gl*) genähert und nimmt auch jene medial vom Gelenke stark vorspringende Knorpelplatte ein, welche von einem Nerven- und Gefässkanal durchsetzt ist. Ich möchte diesen Theil als die Coracoidplatte und die dieselbe durchsetzende Durchbrechung als Foramen coracoideum (*For. Co.*) bezeichnen. Man mag diese Bezeichnung als eine provisorische hinnehmen. (Textfiguren 7 und 8.)

Für die freie Extremität interessirt uns besonders der Gelenkkopf (*Gl*) des Schultergürtels, welcher bei beiden Crossopterygiern als rein knorpelige Bildung persistirt (Taf. IV). Stets findet sich dieselbe unmittelbar lateral vom Foramen coracoideum. Beim jüngeren Polypterus ist er weniger prominirend, als bei dem ältern. In dieser stärkeren Ausbildung tritt er auch schon bei dem Cal. *A* auf**).

Wir wenden uns nun zur Betrachtung der einzelnen Theile der freien Extremität.

Mesopterygium (*Mso*).

Taf. I, Fig. 1, 2, 3, 4; Taf. II, Fig. 9, 10; Taf. IV, Fig. 14, 15, 16; Textfigur 7, 8, 10, 11.

Das Mesopterygium stellt eine ziemlich dünne Knorpelplatte von dreieckiger Umgrenzung dar. Es fügt sich zwischen die beiden Marginalia ein, ohne je den Schultergürtel zu erreichen und trägt an seinem distalen Rande den grössten Theil den Actinalia.

Wir können somit unterscheiden: eine Superficies lateralis und medialis, drei Ränder und ebensoviele Winkel.

Die drei Ränder wollen wir bezeichnen als Margo actinalis, pro- und mesopterygialis. Entsprechend der verschiedenen Länge der Marginalia ist der Margo propterygialis kürzer als die beiden anderen.

Das Mesopterygium nimmt mit dem Wachsthum der Flosse nicht nur absolut, sondern auch relativ an Grösse zu, was besonders bei Polypterus sich deutlich ausprägt. Die Knorpelplatte dehnt sich dabei nach allen Richtungen hin aus. Während bei dem jüngeren Polypterus die beiden Marginalia proximal eine Strecke mit einander parallel gestellt sind (Textfigur 7), drängt bei Pol. *B* die Mesopterygialplatte die beiden Randstücke weiter auseinander; auch wölbt sie die Marginalia etwas vor sich

*) Was das Episternum betrifft, so glaube ich, dass man das Homologon desselben bei Polypterus in jener unpaaren kleinen Schuppe zu suchen hat, welche sich caudal in den Winkel der Clavicularsymphyse einfügt. Die Schuppe ist nicht grösser als die benachbarte, aber dies ist ja bei der typischen Lagerung (man vergl. GEGENBAUR, Figur 4 von Metopias, pag. 9) gleichgültig.

**) Durch die Buchstaben *A*, *B*, *C* hinter den Namen Polypterus und Calamoichthys sollen fortan die verschiedenen Altersstufen der betreffenden Thiere ausgedrückt werden.

her, sodass, wie namentlich bei Calamoichthys deutlich ist, die betreffenden Ränder aus der geraden Verlaufsrichtung in eine konvexe übergehen (Taf. I, IV, Textfig. 8).

Auch distal drängt sich die Platte allmählich stärker vor. Ihr Margo actinalis ist mit zahlreichen, für die einzelnen Actinalien bestimmten Incisuren versehen. Bei Pol. *A* ist er nur mässig distal konvex gekrümmt, bei Pol. *B* tritt dies schon deutlicher hervor. Dieselbe Aufeinanderfolge der Erscheinungen prägt sich bei Calamoichthys aus, wie eine Vergleichung von Fig. 1 und 2 auf Taf. I lehrt. Der am meisten distal prominirende Punkt des betreffenden Randes findet sich immer in viel grösserer Nähe des meta- als des propterygialen Randes.

Die Vergrösserung der Platte führt zu einer nicht unbeträchtlichen distalen Verschiebung des Margo actinalis längs der Marginalia. Die Fig. 1 und 2, Taf. I, und die Textfiguren 7 und 8 zeigen uns gut aneinander schliessende Stadien dieser Verlagerung.

Als Ausgangspunkt muss das jüngere Stadium von Polypterus dienen (Textfigur 7), in welchem die Marginalia relativ am weitesten distal über die Knorpelplatte hinausragen. Namentlich zwischen Metapterygium und Mesopterygium besteht eine tiefe Bucht, in welcher ein Actinale mit seinem proximalen Ende gelagert ist. Weiter vorgedrängt hat sich der distale Rand des Mesopterygium auf Textfig. 8 bei Pol. *B*.

Dieselben Stadien wiederholen sich bei Calamoichthys. Vom jüngsten, Cal. *A*, ist auf dem Flachschnitt (Textfigur 11) die betreffende Gegend des Meso- und Propterygium dargestellt, und hier erkennt man die erwähnte Bucht leicht. Auf dem älteren Stadium Tafel I Fig. 1 ist sie fast ganz ausgeglichen (cf. auch Taf. IV, Fig. 16), und dieser Befund, sowie in noch höherem Maasse der auf Fig. 2 wiedergegebene gehen weit über den bei Polypterus sich findenden Zustand hinaus. In diesem Punkte also offenbart sich Polypterus als die primitivere, Calamoichthys als die weiter entwickelte Form, und dieses Verhältniss tritt uns auch in anderen Punkten des Flossenskelets*) entgegen

Man hätte vielleicht erwarten können, Spuren einer Erscheinung zu finden, welche auf eine einstmalige weiter proximal sich erstreckende Ausdehnung des Mesopterygiums zu beziehen wäre. Ist es doch, wie ich mit GEGENBAUR annehme, höchst wahrscheinlich, dass einstmals das Mesopterygium mit dem Schultergürtel in direkter Verbindung stand und erst sekundär durch die Marginalia davon ausgeschlossen wurde. Aber, wie schon betont, in der knorpeligen Materie finden wir keine Zeichen einer solchen Rekapitulation theoretisch zu postulirender Vorfahren-Zustände. Im Gegentheil, das jüngere Stadium der Polypterus namentlich, zeigt einen Befund, den man nach dem allgemeinen Gang der Ereignisse als den späteren hätte erwarten sollen. Dächten wir uns im Stadium Pol. *A* die Mesopterygialplatte proximal in der dargestellten Weise ausgebildet, distal aber bereits in den später hier sich entfaltenden

*) Auch bezüglich der Wirbelsäule findet sich die gleiche Beziehung zwischen Calamoichthys und Polypterus. (GOEPPERT.)

Dimensionen gegeben, so würden wir zu einer Verschiebung der ganzen Platte in distaler Richtung gelangen, die wir als ein Herausgleiten zwischen den Marginalien bezeichnen müssten und die wir uns leicht in mehr extremer Weise fortgesetzt denken könnten.

Wenn auch nicht durch Knorpel, so bleibt doch durch Bindegewebe eine Erinnerung an die Beziehungen des Mesopterygium zum Schultergürtel gewahrt. Die Knorpelplatte wird von einer bindegewebigen Haut bedeckt, welche sich auch in schmalen Streifen zwischen die Ränder derselben und der benachbarten Stücke einschiebt. Sie steht ferner mit der Muskulatur in Beziehung und in ihr entsteht eine Ossifikation, auf die wir sogleich näher eingehen werden. Diese Haut nun ist namentlich auf der medialen Seite der Platte stärker entfaltet und lässt hier einen stärkeren Strang hervorgehen, welcher sich in die mediale Partie der Gelenkkapsel des Schultergelenkes fortsetzt und mit dieser den Schultergürtel an der Innenseite des Gelenkkopfes erreicht. Diese als eine besondere Bandmasse imponirende Bildung ist für den Ursprung der medialen Muskelmasse von grosser Bedeutung (Taf. III, Fig. 13, Taf. II, Fig. 10). Ich möchte sie als das Ligamentum zonomesopterygiale (*Lig. z. Ms.*) bezeichnen und ihr Auftreten durch die frühere Beziehung des Mesopterygium zum Schultergürtel erklären. Man könnte in dem Bande vielleicht den reduzirten Stiel der Knorpelplatte erblicken.

Das Mesopterygium lagert zwar in gleichmässiger Weise den beiden Marginalien an, aber es zeigt zum Propterygium gewisse Beziehungen, die wir hier rein deskriptiv behandeln wollen.

Bei Polypterus erscheint das Mesopterygium immer vom Propterygium gesondert, in gleicher Weise, wie dies bezüglich des Metapterygiums sich bei den Crossopterygiern findet. Auch konnte ich niemals jene Knorpelmasse des Mesopterygiums nachweisen, welche nach WIEDERSHEIM's Beschreibung sich zwischen Propterygium und Actinalia einschieben soll.

Bei Calamoichthys hängt aber in gewissen, früheren Stadien das Mesopterygium mit der distalen, knorpeligen Epiphyse des Propterygiums innig zusammen. (Taf. I, Fig. 1, 3, Taf. IV, Fig. 14, Textfig. 9.)

An der Richtigkeit der Betrachtung, die allerdings mehr beiläufig und unklar schon durch PARKER gemacht worden ist, kann kein Zweifel bestehen:

An zwei Exemplaren des Calamoichthys, nämlich *A* und *B*, habe ich diese Verbindung konstatirt und zwar sowohl an Flächenbildern als auch auf Schnitten.

Betrachten wir zunächst das Flächenbild Fig. 1 auf Taf. I, welches dem Cal. *B* entspricht. Sofort fällt das verschiedene Verhalten der distalen Epiphysen von Pro- und Metapterygium auf. Bezüglich der völligen Sonderung des letzteren besteht keine Unklarheit, aber am Propterygium geht die Knorpelmasse des distalen Endes kontinuirlich in die des Mesopterygiums über. Dennoch sind einige Spuren einer Sonderung nicht zu verkennen. Ein kleiner Einschnitt am aktinalen Rande könnte in diesem Sinne gedeutet werden, zumal derselbe mit einer eigenthümlichen Anordnung der Knorpelzellen an der kritischen Stelle in Beziehung steht.

Wenden wir eine stärkere Vergrösserung an, so werden wir (Fig. 3, Taf. I) in der Annahme der Kontinuität dieser Theile nur bestärkt. Man sieht hier auf dem optischen Durchschnitt die dünne Knochenhülse des Propterygiums bei *kn*. Der äussere Theil derselben ist in einem stumpfen Winkel gegen den rein knorpeligen, actinalen Rand abgeknickt. Der gegenüberliegende Theil der Knochenhülse schmiegt sich dem Knorpel des Mesopterygiums innig an und schneidet, allmählich distal auslaufend, in eine Knorpelmasse ein, welche einerseits mit dem Mesopterygium, andererseits mit der Füllmasse des Propterygiums in Zusammenhang steht.

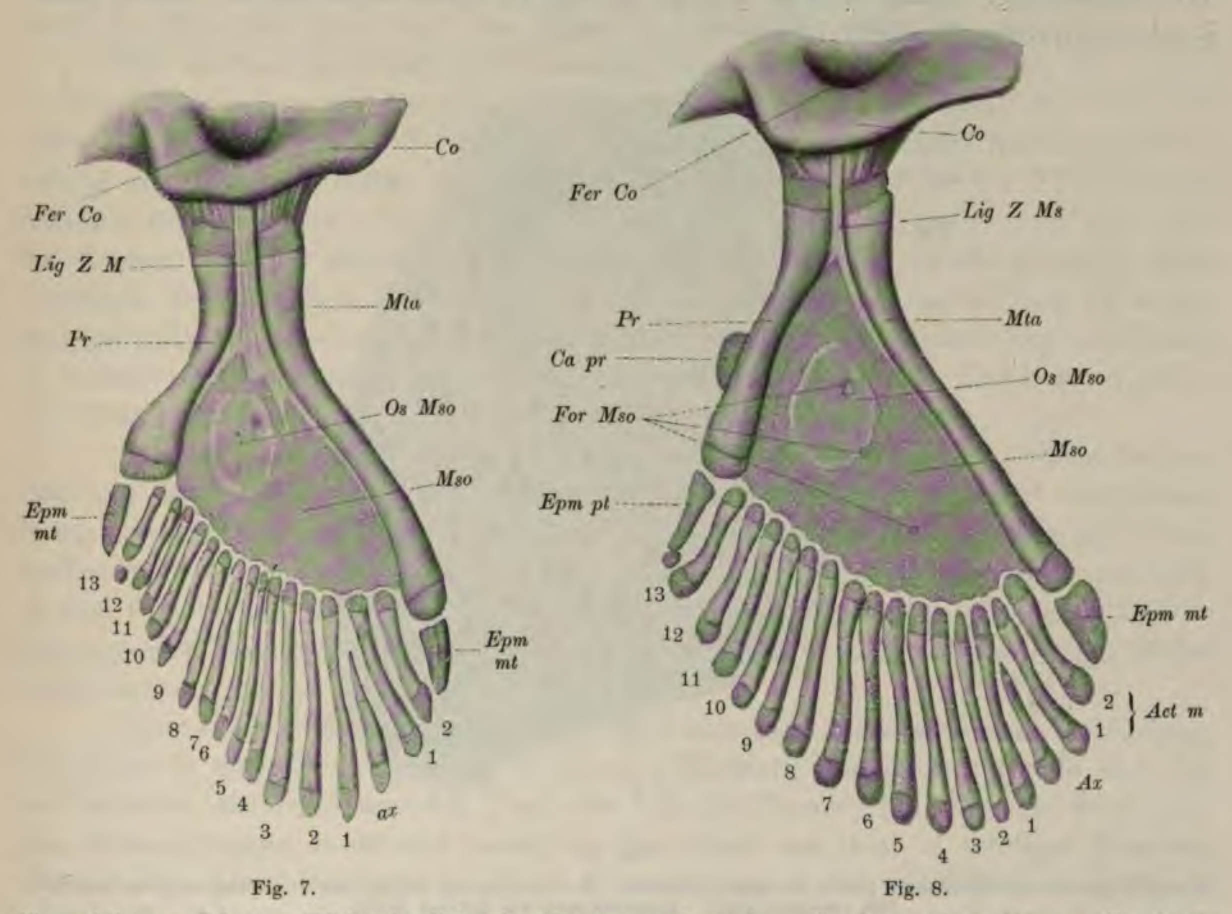


Fig. 7. Fig. 8.

Flossenskelet von Polypterus (Skelet der linken Brustflosse) von mir gesehen. Fig. 7 von einem jüngeren, Fig. 8 von einem älteren Thier. Alle Bezeichnungen wie auf den Tafeln. Vergr.: 2 : 1.

Ueber die Anordnung der Knorpelzellen an der kritischen Stelle können nur Schnitte volle Klarheit verschaffen und ein solcher ist auf Textfig. 9 vor dem Cal. *A* wiedergegeben worden.

Im Innern des Propterygiums findet sich der Knorpel noch völlig intakt; wir sehen hier Knorpelzellgruppen ohne bestimmte Anordnung. Dasselbe zeigt sich an den etwas entfernter gelegenen Partien des Mesopterygiums. Dazwischen aber treten andere Verhältnisse auf: Zwischen den distalen Enden der propterygialen

Knochenhülse bilden die Knorpelzellen Reihen, wobei die ovalen Elemente annähernd senkrecht zur Oberfläche des Skeletstückes gestellt sind. Weiter distal gehen die Zellen in bogenförmige Reihen über. Eine derselben ist besonders deutlich und würde der distalen Verlängerung der Knochenhülse entsprechen. Wenn irgendwo, so müsste hier die Trennungslinie verlaufen — aber es findet sich keine Spur derselben.

Dennoch halte ich die durch die Anordnung der Knorpelzellen sich markirende Besonderheit dieser Stelle für wichtig, denn an ihr findet sich in der That, auf dem älteren Stadium (Fig. 2, Taf. I, Fig. 15, Taf. IV) von Cal. *C* eine überaus deutliche Trennungslinie. Textfig. 9, Fig. 3, Fig. 2, Fig. 15 geben verschiedene Phasen dieses Sonderungsprozesses wieder.

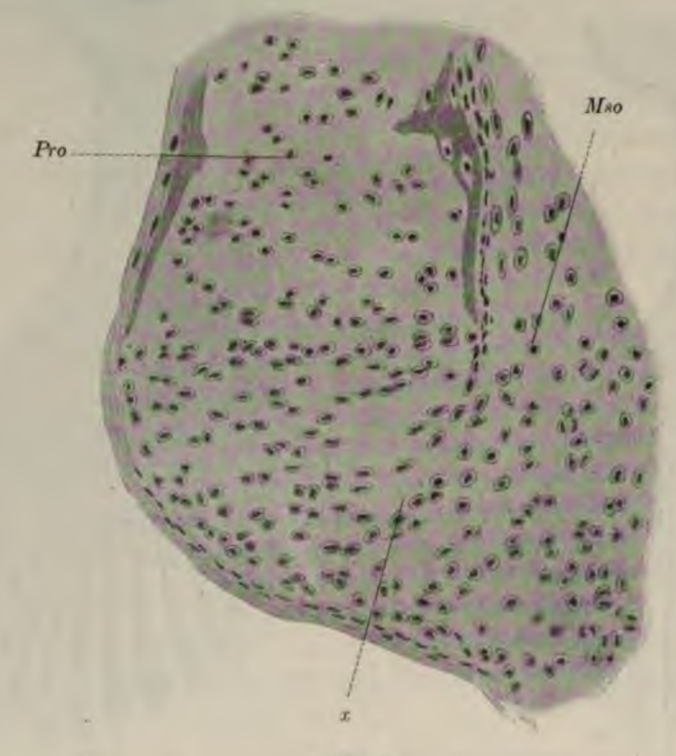


Fig. 9.

Calamoichthys 12 cm. Flachschnitt durch die distale Epiphyse, des Propterygium, welche mit dem Mesopterygium kontinuirlich zusammenhängt. Bezeichnungen wie auf den Tafeln.

Die Frage, wie diese merkwürdige Beziehung zwischen Meso- und Propterygium zu erklären und in welchem Sinne zu deuten sei, wollen wir weiter unten in diesem Kapitel betrachten.

Die allmähliche Grössenzunahme des Mesopterygiums hängt mit der Ausbildung der auch von den früheren Untersuchern beschriebenen Ossifikation zusammen (*Os. Mso.* Taf. I, Fig. 1, 2, Taf. IV, Fig. 14, 15, 16, Textfig. 7, 8).

An dem jüngsten Cal. *A* konnte ich noch keine Spur davon entdecken (Fig. 14) an Cal. *B* hat schon GEGENBAUR ihr Auftreten wahrgenommen. Er spricht auf pag. 124 von der nur eine Ossifikation im Beginne zeigenden, mittleren Knorpelplatte des

Polypterus, „die bei Calamoichthys ohne Verknöcherung erscheint". „Ich glaube aber doch eine Andeutung davon in einer ausserordentlich dünnen sklerosirten Schicht, welche der Knochenkörperchen entbehrt, beobachtet zu haben". Diese ganz richtige Wahrnehmung wird durch das folgende Stadium Cal. *C* (Taf. I, Fig. 2) über jeden Zweifel erhoben. Hier tritt die Ossifikation als eine ovale Platte im proximalen Bereich des Mesopterygiums und in lokaler Beziehung zu zwei, die Platte durchsetzenden Oeffnungen auf. Der Knorpel ist bereits innerhalb der Grenzen dieser Knochenplatte theilweise zerstört, und seine Elemente reagiren an der Peripherie dieser Platte durch lebhaftes Wachsthum auf die eingetretene Veränderung. An Stelle des Knorpels findet sich eine Masse von Fettzellen (Fig. 16).

Wir werden die erwähnten Foramina Mesopterygii (*For. Mso.*) als die Stellen zu betrachten haben, wo die Knochenbildung zuerst festen Fuss fasst. Von hier aus dehnt sie sich auf beiden Flächen des Mesopterygium in radiärer Richtung gleichmässig aus. Daher kommt es, dass diese Knochenplatte auf beiden Flächen stets dasselbe Bild darbietet. So begegnet sie uns bei Polypterus wieder, wo aber eins der Löcher in ihren Bereich fällt, ein anderes dem distalen Rande genähert liegt. (Textfigur 8.) Auf dem Stadium Pol. *B* ist ein doppelter Umriss an dem Os mesopterygii sichtbar. Dies rührt daher, dass der innere Umriss die Ausdehnung bezeichnet, in welcher der Knorpel zerstört wurde, während der äussere den Rand der dünnen, sich über die Knorpelmasse fortschiebenden Knochenplatte andeutet.

Solcher Foramina Mesopterygii finden sich immer drei bis vier, welche letztere Zahl an den mikroskopischen Objekten des Calamoichthys sich leicht nachweisen lässt. WIEDERSHEIM nennt sie Nervenlöcher; ich möchte aber die Richtigkeit dieser Auffassung sehr bezweifeln. Nach Untersuchung zweier Flachschnittserien von Cal. *A* und *C* halte ich sie für die Durchtrittstellen von Blutgefässen. Von einer Durchbohrung des Mesopterygiums durch Nerven konnte ich auch makroskopisch nichts nachweisen.

Diese Löcher besitzen zum grössten Theil eine ganz charakteristische Anordnung. Sie liegen in einer Reihe, welche in schräger Richtung annähernd gerade auf den am weitesten distal vorragenden Theil des actinalen Randes hinführt. So wird eine, dem Metapterygium annähernd parallele, aber distal von ihm, in schräger Richtung abweichende Linie beschrieben, deren Bedeutung uns noch mehrfach beschäftigen wird. Obwohl sie zum Mesopterygium gehört, können wir sie doch erst nach Kenntnissnahme der Actinalia betrachten.

Das Mesopterygium besteht anfangs und später überall dort, wo es keine Modifikationen durch Knochenbildung erleidet, aus typischem hyalinen Knorpel (Taf. IV Fig. 14) und zwar in einer vollständig gleichmässigen Weise in der ganzen Ausdehnung der Platte. Trotz dieser Homogenität prägen sich doch durch die Anordnung der Knorpelzellen lokale Besonderheiten aus. Gegen die Peripherie zu stehen die Knorpelzellen mit ihren Längsdurchmessern der Oberfläche parallel. Weiter nach innen lassen sie vielfach cirkuläre Anordnung um gewisse Punkte erkennen. Eine solche tritt schon bei Cal. *A* im Bereiche der späteren Ossifikation auf. Aber auch weiter distal begegnen

uns solche Andeutungen von Centren, ohne dass sich ein sicheres Bild regelmässiger Anordnung oder von Beziehungen zu benachbarten Skelettheilen finden liesse.

Diese, zum Theil ja nur in Andeutungen auftretenden Erscheinungen, sind insofern von Bedeutung, als sie auf eine Sonderung der Knorpelplatte hinweisen. Eine solche könnte auch in dem Vorhandensein der Gefässlöcher selbst erblickt werden.

Auch makroskopisch fallen bei Polypterus geringe Unregelmässigkeiten der Knorpelplatte auf, doch nicht in der Anordnung und Deutlichkeit, wie sie POLLARD auf seiner Fig. 9 abbildet. Hier soll der distale Theil des Mesopterygium, entsprechend den Actinalien, in einer zum Rande senkrechten Richtung zerlegt erscheinen, — superficial indications of a former division of the apparently homogeneous part of the cartilage. —

Ob diese Sonderung des Mesopterygiums in der That, wie POLLARD meint, auf das Hervorgehen dieses Skelettheils aus mehreren diskreten Abschnitten hinweist, oder ob sie nicht vielmehr als die erste Andeutung eines beginnenden Zerlegungsprozesses der einheitlichen Knorpelmasse in einzelne Stücke aufzufassen ist — dies lässt sich aus dem Objekt heraus nicht entscheiden. Nur eine allgemeine Betrachtung des ganzen Flossenskelets kann hierüber Aufklärung verschaffen.

Marginalia, Propterygium (*Pr*) und **Metapterygium** (*Mta*).

Taf. I, Fig. 1—4; Taf. II, Fig. 9, 10; Taf. IV, Fig. 14—17; Textfigur 7, 8, 9, 10, 11.

Wie aus den Angaben der früheren Untersucher bereits hervorgeht, stellen die beiden Randstücke des Crossopterygium längliche Skeletstücke dar, welche an die embryonalen Zustände der Röhrenknochen höherer Wirbelthiere erinnern. In den jüngsten Stadien (Cal. *A* und *B*) werden sie in ihrer ganzen Länge von hyalinem Knorpel gebildet, welcher von einer dünnen Knochenhülse umschlossen ist (Fig. 14, Textfig. 9, 11). Diese lässt nur die Enden frei, welche wir als proximale und distale, knorpelige Epiphyse von der mit Knochenbildung versehenen Diaphyse sondern wollen.

Die knöcherne Manchette ist bei Cal. *A* noch sehr dünn. Sie liegt dem Knorpel aussen derartig auf, dass derselbe an ihrer Grenze keine stärkere Volumensänderung erfährt. Auch noch bei Cal. *B* (Taf. I, Fig. 2) ist dies zu erkennen. Die Knochenhülse ist von vorneherein in der Mitte des ganzen Skeletstückes am dicksten und läuft von da aus in proximaler und distaler Richtung allmählich aus, zuerst ganz verschmälert, dann in späteren Stadien bis zum Rande der Manchette (Fig. 1 u. 2) eine gewisse Dicke beibehaltend. Damit geht auch eine bedeutende Dickenzunahme in der Mitte Hand in Hand (Fig. 2, 15).

Der Knorpel im Innern macht mit der Zunahme der Knochenhülse ähnliche Veränderungen durch, wie sie von den entsprechenden embryonalen Vorgängen der höheren Wirbelthiere her bekannt sind. An den Enden der Manchette nehmen die Zellen eine zur Oberfläche derselben senkrechte Anordnung an, während sie im Innern

sich bedeutend vergrössern und so die bekannte blasige Veränderung eingehen, welche als Vorläufer des lokalen Knorpelschwundes sich allgemein wahrnehmen lässt. Das Stadium des letzteren ist aber selbst bei dem ältesten Cal. *C* noch nicht erreicht; wohl aber besteht es, nach dem makroskopischen Bild zu urtheilen, bei Pol. *B*. Die weiteren histologischen Veränderungen dieser Theile habe ich nicht verfolgt.

Was den Bau der Knochenhülse betrifft, so finden sich schon bei Cal. *A* Knochenkörperchen in der Grundsubstanz, jedoch in geringer Zahl; auch späterhin treten sie nicht sehr zahlreich auf. Die Knochensubstanz selbst zeigt Andeutungen einer Struktur in Streifungen, die vielfach etwas unregelmässig, doch im Ganzen auf eine der Längsrichtung und ferner der darauf senkrechten Richtung entsprechende Differenzirung hinweisen.

Die Form der Marginalia erfährt bei diesen Entwickelungsgängen Veränderungen; soweit sich hierin für beide Gemeinsames ausprägt, soll es hier hervorgehoben werden.

Im Ganzen haben wir es mit stabförmigen Skeletstücken zu thun, doch sind dieselben insofern nicht ganz gleichmässig gestaltet, als Abweichungen von der reinen Cylinderform sehr deutlich hervortreten. Namentlich in den Jugendzuständen erscheinen die Marginalia sehr stark in einer zu den Flossenflächen senkrechten Richtung abgeplattet, besonders in der Mitte der Skeletstücke. Bei Polypterus lässt sich dies makroskopisch leicht feststellen. In Stadium Pol. *A* ist der Breitendurchmesser der Marginalia wohl doppelt so gross, als derjenige der Dicke. Diese Differenz gleicht sich später etwas aus und zwar in höherem Maasse für das Meta- als für das Propterygium.

Dass auch für Calamoichthys diese ursprünglich sehr flache Form der Knochen Geltung hat, ergiebt sich aus der Rekonstruktion eines Plattenmodells vom Flossenskelet des jüngsten Stadiums Cal. *A*, während später auch hier mehr cylindrische Formen sich ausprägen. —

Die proximalen Epiphysen zeigen von vorneherein eine von den distalen verschiedene Gestaltung. Während die letzteren gleichmässig gewölbte, rundliche Vorsprünge darstellen, sind die ersteren in Anpassung an den Schultergürtelgelenkkopf (*Gl*) pfannenartig ausgehölt (Fig. 1, 2, 3, 14, 15, 16, 17, Textfig. 10). Bei Calamoichthys verbreitern sich diese proximalen Epiphysen allmählich bedeutender als bei Polypterus.

Wir kommen nun zu den Besonderheiten der beiden Marginalien.

Das dorsale Stück, das Propterygium ist allgemein viel kürzer als das ventrale — das Metapterygium. Bezüglich der einzelnen Maasse kann ich auf die Tabellen pag. 282 verweisen. Diese drücken in Zahlen gewisse Thatsachen aus, die sich auch schon dem blossen Anblicke der Objekte offenbaren. Das durchschnittliche Verhältniss beider Marginalia zu einander ist 100 : 142; doch bestehen im Einzelnen nicht unwichtige Verschiedenheiten desselben. Grösser ist die Differenz bei Polypterus (durchschnittlich 100 : 150) als bei Calamoichthys (durchschnittlich 100 : 134). In den Jugendstadien ist ebenfalls der Unterschied grösser als in den älteren. Es prägt sich

also eine Entwickelungsrichtung in dem Sinne aus, dass die anfangs bestehende, beträchtliche Differenz allmählich etwas ausgeglichen wird.

Calamoichthys.

	Exemplar *A*. 12 cm	Exemplar *B*. 18 cm	Exemplar *C*. 25 cm
Länge des Myaltheils	2,0	3,2	4,0
Länge des Propterygium	1,1	1,7	2,2
Länge des Metapterygium	1,6	2,4	2,7
Länge des Mesopterygium	1,2	2,2	2,5
Grösste Breite des Mesopterygium .	1,2	1,7	2,4
Grösste Länge der Actinalien . .	0,4	0,7	1,0

Alle Maasse in Millimetern.

Polypterus.

	Exemplar *A*.	Exemplar *B*.
Länge des Myaltheils	2,5	3,2
Länge der Propterygium	1,0	1,4
Länge der Metapterygium	1,7	2,3
Länge der Mesopterygium	1,0	1,5
Grösste Breite des Mesopterygium . . .	1,1	1,5
Grösste Länge der Actinalien	0,9	1,3

Alle Maasse in Centimetern.

Polypterus nimmt hierin wieder den niederen Zustand ein, während Calamoichthys die späteren Stadien eines Prozesses vorführt, dessen Endstadium durch einen annähernden Ausgleich in der Länge gegeben sein würde.

Die Marginalia sind keine ganz gerade gestreckten Skeletstücke; sie zeigen Krümmungen zwiefacher Art: einmal solche, welche in der Ebene der Flosse gelegen sind, und zweitens senkrecht dazu gerichtete. Die letzteren sind unbedeutender Art. Am besten finde ich sie bei Pol. *B* ausgeprägt, als Biegungen mit einer medialen Richtung der Konkavität. Auch aus der Rekonstruktion des Cal. *A* ist Gleiches zu ersehen.

Die anderen Krümmungen sind bedeutender und zwar mehr bei Polypterus als bei Calamoichthys ausgeprägt. Gelegentlich des Mesopterygiums habe ich auf den Einfluss hingewiesen, welchen das Wachsthum des letzteren auf diese Krümmungen ausübt. Bei starker Ausprägung beschreiben diese Krümmungen eine S-Form (Textfig. 7 und 8) mit proximal konkaver, distal konvexer und randwärts gelegener Biegung.

Die Marginalia gehen Beziehungen ein, theils zu einander, theils zu benachbarten Theilen, und diese beanspruchen ein grosses Interesse.

Auf den Anschluss des Propterygiums an das Mesopterygium bin ich beim letzteren ausführlich eingegangen. Wenn auch die Entscheidung der Frage, ob wir es hier mit einer sekundären oder einer primären Erscheinung zu thun haben, nur unter Berücksichtigung der allgemeinen Verhältnisse der Phylogenese des Crossopterygiums geschehen kann, so wollen wir hier doch diejenigen Punkte hervorheben, welche rein thatsächlicher Natur, den Objekten entnommen, die Antwort beeinflussen dürften.

Da ist vor allem die Thatsache wichtig, dass bei Polypterus die Trennung deutlich ist. Freilich könnte ein Jugendstadium hier noch anderes kennen lehren. Dann aber scheint mir die in so vielen Punkten sich aussprechende Parallele zwischen den beiden Marginalia nur in dem Sinne gedeutet werden zu können, dass wir es hier mit homodynamen Bildungen zu thun haben, und dass die selbst bei der innigsten Vereinigung bestehenden Andeutungen einer Abgrenzung zwischen Pro- und Mesopterygium als der Rest einer früher bestehenden und allmählich wieder sich deutlich ausprägenden Sonderung aufgefasst werden müssen. Wenn das Propterygium jedoch nicht dem Metapterygium gleichgesetzt werden sollte, so dürfte es vielleicht mit dem Mesopterygium in genetischen Konnex gebracht werden. Dass in diesem Sinne die Thatsachen, speziell die in Rede stehende Verschmelzung gedeutet werden müsste, scheint mir nicht geboten. Hier werden unsere weiteren allgemeinen Betrachtungen anzuknüpfen haben.

Am proximalen Theile liefern die beiden Marginalia gemeinsam die Gelenkpfanne für den Kopf des Schultergürtels.

Die einfacheren Verhältnisse bietet hierin Polypterus dar, während bei Calamoichthys uns in dieser Gegend wenigstens in gewissen Stadien nicht unwichtige Komplikationen entgegentreten.

Bei Polypterus stossen die beiden Marginalien mit den einander zugekehrten planen Flächen eng an einander und liefern so eine ovale, mässig vertiefte Gelenkpfanne. Mitten über dem Grund derselben verläuft eine gerade hellere Linie, die Grenze der beiden, die Pfanne bildenden Komponenten bezeichnend. Der Knorpelrand der Pfanne ist überall gleich stark angehoben und geht in die Gelenkkapsel über, deren mediale Verstärkung bereits beschrieben wurde. Von aussen betrachtet sind die beiden Marginalien sehr innig zusammengefügt, ihre Epiphysen bilden scheinbar eine Einheit, nur durch die Grenzlinie wird die Sonderung angedeutet*). Diese innige Beziehung der beiden Marginalien prägt sich bei Polypterus [illegible] in jüngeren Stadien [illegible] die beiden [illegible] Strecke weit einander parallel (Fig. 7). [illegible] dehnung des Mesopterygiums [illegible] (Fig. [illegible]).

[illegible] die Vereinigung der Marginalia [illegible]

---

*) [illegible]

nach Verdrängung des Mesopterygiums sich anbahnende Erscheinung sei —, so haben wir in dem engen Anschluss der proximalen Marginalia-Epiphysen einen Prozess zu erblicken, welcher in die Verbindung von Extremität und Schultergürtel etwas Neues einführt, ein vermittelndes Glied, welches aus der Vereinigung von Pro- und Metapterygium sich heranbildet. In diesem Sinne zu deutende, wenn auch im Thatsächlichen etwas von Polypterus differirende Erscheinungen treten uns bei Calamoichthys entgegen (Fig. 3, 17, 18, Textfig. 10).

Da es sich um Dinge handelt, denen ich eine hohe Bedeutung beimesse, ist ein näheres Eingehen erforderlich. Die proximalen Epiphysen der Marginalien liefern auch bei Calamoichthys die Gelenkpfanne, aber sie zeigen in dieser Betheiligung Verschiedenheiten, welche die laterale und mediale Flossenfläche betreffen. Dies ist bisher niemals bemerkt worden, höchstens vielleicht von PARKER, dessen Darstellung jedoch nicht genügt.

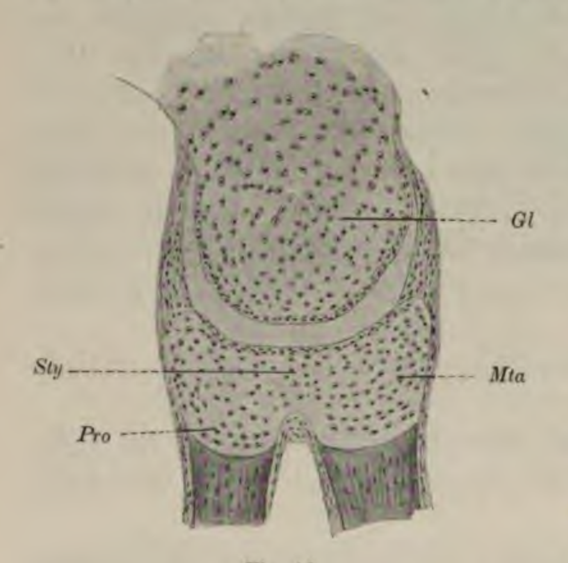


Fig. 10.

Calamoichthys 12 cm. Flachschnitt durch den Proc. styloides, welcher durch den Zusammenfluss der proximalen Epiphysen der Marginalien gebildet wird. Schwache Vergr. Bezeichnungen wie auf den Tafeln.

Das Flächenbild, welches (Taf. I Fig. 1 und 3) diese Verhältnisse erläutert, wurde durch die Schnittserie geprüft, welcher die Textfigur 10 entnommen ist. Auch das Plattenmodell gab über dies Verhalten instruktive Aufschlüsse.

Auf der lateralen Seite liegen die Marginalia einander nicht sehr nahe. Hier schiebt sich reichliches Bindegewebe ein, und das Flächenbild erweckt den Eindruck, dass hier die beiden Skeletstücke gar nicht mit einander zusammenhängen.

Ganz anders bei der Betrachtung von der medialen Seite: Hier bekommt man bei Einstellung auf die Oberfläche eine einheitliche Knorpelmasse zu Gesicht. (Fig. 3.) Wollte man dem Flächenbild nicht trauen, so brauchte man nur die Schnittserie zu Rathe zu ziehen. Von 23 Schnitten, welche die Pfanne getroffen haben, zeigen acht eine vollständige Kontinuität zwischen den beiden Marginalien. Figur 18 Tafel V zeigt, wie die Knorpelzellen sich in gleichmässiger Weise von dem einen Ende zum anderen hinübererstrecken, ohne in der Mitte etwa eine besondere Anordnung zu zeigen. Es kann somit an der Kontinuität kein Zweifel bestehen. Sie wurde von mir zuerst an den Schnitten bemerkt und erst dann am Flächenbilde aufgefunden, wo sie mir bis dahin entgangen war. Das Rekonstruktionsbild der Schnittserie liefert ein völlig mit dem Flächenbild Fig. 3 Taf. I übereinstimmendes Resultat. Wir lernen dabei Einzelheiten über diese den Marginalien gemeinsame Bildung kennen — die wir fortan als den Processus styloides marginalium bezeichnen wollen (*Sty*).

Dieser Fortsatz stellt eine scharfkantige Leiste dar, welche eine distale Incisur gleichsam überbrückt (Fig. 3). Wir können an dem Fortsatz eine mediale und eine laterale Fläche, sowie einen freien Rand unterscheiden.

Die mediale Fläche ist schwach gewölbt von der einen Seite zur anderen hinüber; die laterale ist ausgehöhlt und bildet den hinteren Theil der Pfanne. Der freie Rand zieht vom Metapterygium in schräg absteigend distaler Richtung zum Propterygium hinüber, sich an beiden Skeletstücken in eine auf eine spitze Vorragung auslaufende Kante fortsetzend. Diese Anordnung ist keine beiläufige, da sie sich an zwei Objekten (Cal. *A* und *B*) vollständig in gleicher Weise darstellt.

Aus diesem Zustand bildet sich später bei Calamoichthys durch näheren Anschluss der Marginalia auch auf der lateralen Fläche und durch sekundäre Abgliederung von einander ein dem Polypterus ähnlicher Zustand heraus. Wenn auch diese gemeinsame Knorpelmasse bei den Crossopterygiern keine dauernde Bedeutung erlangt, so muss doch die Thatsache als solche sehr bedeutungsvoll erscheinen, dass aus der Vereinigung der beiden Marginalien hier ein neues Verbindungsglied zwischen Extremität und Schultergürtel hervorgeht.

Dasselbe schiebt sich auf der medialen Seite des Gelenkkopfes an den Schultergürtel heran. Damit wird ein von distalen Theilen her in proximaler Richtung sich vorschiebender Knorpeltheil geliefert, welcher sich in eine, eben vom Gelenkkopf lateral überragte Vertiefung des Schultergürtels einbettet.

Dieses neue Glied des Extremitätenskelets bildet sich auf der medialen Seite aus. Es könnte dies vielleicht mit dem Vorhandensein des Lig. zonomesopterygiale in Zusammenhang gebracht werden, oder auch mehr allgemein mit den gerade diese Partie des Schultergelenks auszeichnenden, alten Beziehungen.

Wie dem auch sei, jedenfalls haben wir eine Bildung vor uns, von der man sich leicht denken kann, dass sie bei geänderten mechanischen Verhältnissen eine hohe Bedeutung für die Verbindung von Extremität und Schultergürtel gewinnen könnte. Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass der Gelenkkopf des Schultergürtels eine Verkleinerung erführe, so würde der Processus styloides den natürlichen Stützpunkt der freien Extremität darstellen und als eine Art von Gelenkkopf, der diesmal aber von der Extremität sich ableitete, in eine vom Schultergürtel gelieferte Vertiefung einragen. Dass unter solchen Umständen diese ganze einheitliche Knorpelpartie auch eine grössere Selbstständigkeit erlangen und den übrigen Theil der Marginalia ebenso aus der Verbindung mit dem Schultergürtel verdrängen könnte, wie diese einst das Mesopterygium verdrängt haben, ist keine sehr weit abseits liegende Konsequenz.

Wir müssen hier die Betrachtung eines kleinen Skeletstückes anreihen, über dessen morphologische Bedeutung ich keinen Aufschluss habe gewinnen können. Ich meine jenes kleine, zuerst von WIEDERSHEIM, dann von POLLARD beschriebene, auch

von HOWES abgebildete Knorpelchen, welches dem distalen Drittel des Propterygium aussen ansitzt.

Was zunächst seine Verbreitung betrifft, so halte ich es für eine typische, beiden Crossopterygiern stets zukommende Bildung. Der Nachweis desselben kann freilich oft Schwierigkeiten bereiten, namentlich bei jüngeren Stadien, da es, wenn man nicht besonders darauf achtet, leicht bei makroskopischer Präparation beseitigt wird. Dies ist jedenfalls der Grund, wesshalb es auf dem Stadium Pol. *A* nicht zu finden war. Auf Textfigur 8 von Pol. *B* ist es deutlich sichtbar (*Capr.*). Dass es auch bei Calamoichthys trotz mancher negativen Befunde dennoch existirt, ersehe ich aus zwei Schnittserien von Cal. *A* und *C*, wo es auf Schnitten in ganz typischer Weise an der gleichen Stelle, wie bei Polypterus sich findet (Fig. 16, Taf IV).

Es handelt sich um ein rundliches bis ovales Knorpelkörperchen, welches, ohne eine Spur von Verknöcherung zu zeigen, in die Insertionssehne einer hier das Propterygium erreichenden Muskelmasse eingebettet ist (Fig. 9), und zugleich einer distal ziehenden schmalen Muskelpartie als Ursprung dient. Ueber seine Herkunft bin ich ganz im Unklaren, und da ich auch keinen Anhaltspunkt dafür gewinnen kann, dass es eine wichtigere Rolle in höheren Zuständen spielt, so will ich einstweilen dieser Cartilago parapropterygialis, wie ich sie nennen möchte, keine weitere Beachtung schenken.

Actinalia.

Taf. I, Fig. 1, 2; Taf. IV, Fig. 14, 15, 16; Textfigur 7, 8, 11, 12.

Die kleinen, bisher als „Radien“ bezeichneten Skeletstücke, welche dem distalen Rande des Mesopterygiums aufsitzen, sind von den früheren Untersuchern nicht bis in Einzelheiten hinein geprüft worden. Bei einer solchen genaueren Betrachtung ergeben sich manche interessante Punkte, die für die Auffassung des Flossenskelets im Ganzen von Bedeutung sind, es ergeben sich aber auch manche Schwierigkeiten, welche das Zustandekommen des fertigen Zustandes betreffen. Zu ihrer vollständigen Beseitigung hätte es eines viel reicheren, namentlich ontogenetischen Materiales bedurft, als es mir zur Verfügung gestanden hat. Man darf daher keine erschöpfende Behandlung des Gegenstandes erwarten. Ich muss mich begnügen, Fragen aufzuwerfen und die Punkte anzudeuten, wo eventuell neue Untersuchungen einzusetzen haben. Der hieraus entspringende Mangel ist jedoch für unseren vorliegenden Zweck, soweit ich es wenigstens übersehen kann, nicht von allzu grosser Bedeutung, da für die vergleichenden Betrachtungen eine genügende thatsächliche Basis auch hier geschaffen werden kann.

Die Actinalia stellten längliche, ursprünglich ganz von Knorpel gebildete Skeletstücke dar, welche in ihrer ganzen Form und in der Art ihrer Verknöcherung ausserordentlich an die Marginalien erinnern, worauf GEGENBAUR bereits mit Nachdruck hingewiesen hat.

Die Knochenbildung beginnt an der Diaphyse und liefert wieder die typische Knochenhülse, die Epiphysen vollständig freilassend. Letztere behalten auch in dem am weitesten vorgeschrittenen Zustande ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei, während in der Diaphyse die zur Bildung des primären Markraumes führenden Veränderungen auftreten, die jedoch auch bei dem ältesten Calamoichthys auf der gleichen Stufe, wie bei den Marginalien verharren.

Durch diese Knochenbildung gewinnen die Actinalien die längliche, an die Röhrenknochen erinnernde Form. So treten sie uns bei beiden Crossopterygiern als schmale, cylindrische Stücke entgegen, welche in der Mitte den geringsten Dickendurchmesser besitzen, an den Epiphysen aber beträchtlich anschwellen. Im Einzelnen ergaben sich manche Verschiedenheiten, die nicht unabhängig von den Volumensverhältnissen betrachtet werden können.

Als relativ sehr kurze und plumpe Stücke treten sie uns bei Calamoichthys entgegen (Taf. I Fig. 1, 2). Die Tabelle giebt über die grösste Länge derselben Auskunft und zeigt, was ja auch der Augenschein bestätigt, dass Polypterus relativ sehr viel längere Actinalia aufweist. Dieselben sind hier viel graciler gebaut. Vor allem das Mittelstück bringt dies zum Ausdruck, aber auch die Epiphysen sind schmaler, namentlich die distalen. Dies hängt freilich zum Theil auch mit einer gewissen Raumbeschränkung zusammen, die bei Polypterus im Unterschied von Calamoichthys sich zeigt.

Die Epiphysen sind bei Calamoichthys oft auffallend in die Breite gezogen — namentlich die distalen.

Die Cylinder der Actinalien sind ebensowenig wie die der Marginalien regelmässig geformt. Sie besitzen alle eine beträchtliche Abplattung, welche mit der flächenhaften Ausbreitung des Flosse korrespondirt.

Auch treten leichte Krümmungen an ihnen hervor, weniger bei Calamoichthys, mehr bei Polypterus. Auch unvollständige Actinalia kommen vor. Auf Textfigur 7 und 8 sind solche sichtbar. Sie bestehen nur aus der distalen Epiphyse und einem Theil des Mittelstücks. Weiter unten werden wir uns mit dieser Eigenthümlichkeit abzufinden suchen.

WIEDERHEIM bildet ein distal, etwa in der Mitte sich theilendes Actinale von Polypterus ab. Ich habe derartige im erwachsenen Zustand nicht bemerkt, doch könnten ontogenetische Thatsachen die WIEDERSHEIM'sche Angabe bekräftigen. Dennoch möchte ich ihre Richtigkeit bezweifeln. Denn gerade an der Stelle, wo das getheilte Actinale abgebildet ist — (POLLARD hat übrigens den Befund in seine Figur mit übernommen), finde ich das unvollständige Actinale, bei zwei Exemplaren. Ich halte es für sehr möglich, dass diese Unregelmässigkeit WIEDERSHEIM irregeführt hat; denn gerade an solchen Objekten, wie er sie abbildet, muss ich das Vorkommen gegabelter Actinalia als ganz unwahrscheinlich erklären.

Die Actinalia sind von einander verschieden. Ihre Grösse ist ungleich, auch Form und Krümmungen wechseln. Die schönsten, längsten Stücke werden gegen die metapterygiale Seite zu angetroffen, die kleinsten nach den Rändern zu.

Den Abschluss der Actinalien-Reihe formiren zwei stets ganz knorpelig bleibende Skeletstücke, welche mit den Actinalien nichts zu thun haben und daher weiter unten gesondert zu betrachten sind. Es sind die von mir als Epimarginalia bezeichneten Gebilde.

Die Zahl der Actinalia ist eine beträchtliche, an meinen Objekten bis zu 15 ansteigende. Bevor wir aber auf diese eingehen, wollen wir versuchen, die Anordnung der scheinbar ohne bestimmtes Gesetz an einander gereihten Stücke zu ergründen. In dieser Hinsicht ist mir manches aufgefallen, worauf die früheren Untersucher nicht geachtet haben.

Betrachtet man den actinalen Rand des Mesopterygiums genauer, so zeigt sich ein Punkt desselben als am meisten distal vorspringend. Es ist jener Punkt, auf den uns die Anordnung der mesopterygialen Löcher hinwies und den wir bereits oben als dem Metapterygium näher gelegen bezeichneten. Dieser Punkt zeigt eine bestimmte Beziehung zur Anordnung der Actinalia. In seine Verlängerung fällt das unvollständige Actinale des Polypterus, welches ich an zwei recht verschieden weit entwickelten Exemplaren nachweisen konnte. Man wird dadurch auf die Vermuthung gebracht, dass hier etwas Besonderes vorliegt und wird angeregt, danach zu suchen, ob die Actinalia vielleicht die betreffende Stelle als eine für ihre Anordnung wichtige darthun. Dies ist in der That der Fall; denn von hier aus weisen die Actinalia nach den Rändern hin eine verschiedene Richtung auf. Sie lassen sich in zwei natürliche Gruppen zerlegen, von denen die eine gegen den propterygialen, die andere gegen den metapterygialen Rand zu gelegen ist. Beiden gemeinsam ist, dass die Actinalia mit ihrer Längsaxe annähernd senkrecht zum distalen Mesopterygium-Rand stehen; da dieser Rand ein schräger ist, so stehen auch die Actinalien schräg. Die propterygialen stehen dem Propterygium, die metapterygialen dem Metapterygium annähernd parallel, die ersten schauen mit ihren distalen Epiphysen in dorsaler, die letzteren in ventraler Richtung. Damit offenbart sich die schon durch mehrfache Besonderheiten ausgezeichnete Linie als eine Axe (*Ax*), und nach ihrer Stellung zu derselben können wir dorsale und ventrale Strahlen unterscheiden (Fig. 1, 2, Textfig. 7 und 8). Nur von dem einen gerade in die Axe fallenden muss es zweifelhaft bleiben, welcher Gruppe wir ihn zurechnen sollen. Wir wollen die beiden Gruppen als die der Proactinalia (*Act. p.*) und Metactinalia (*Act. m.*) unterscheiden. Wäre der Flosse die horizontale Stellung als Ruhelage eigen, so könnte man wohl von medialen und lateralen Strahlen sprechen. Bei Calamoichthys ist die Axe des Crossopterygiums nicht so deutlich ausgeprägt wie bei Polypterus, doch werden uns hier ontogenetische Punkte auf dieselbe führen.

Die beiden Gruppen sind von einander verschieden an Zahl, im Uebrigen in ihren Merkmalen übereinstimmend.

Die Proactinalia sind stets viel zahlreicher als die Metactinalia. Für Pol. *A* und *B* finde ich trotz der Altersverschiedenheit für beide konstante Zahlen — nämlich 13 für die Pro-, zwei für die Metactinalia. Bei Cal. *B* zähle ich acht Pro-, zwei Metactinalia. Bei Cal. *C* stellen sich die Zahlen auf 11 und 2. Cal. *A* zeigt

hierin noch unentwickelte Verhältnisse, die wiederum in anderer Hinsicht recht interessant sind.

Auffallend ist bei diesen Zahlen die geringe Entfaltung der Proactinalia und ferner die Konstanz ihrer Zahl gegenüber den sich stärker mehrenden Metactinalien. Bei Polypterus scheint aber auch für diese eine Periode des Stillstandes einzutreten.

Wir kommen zu der am Anfang berührten schwierigen Frage: Wie vermehren sich die Actinalia? Ihr müsste eine andere vorangestellt werden: Wie entwickeln sie sich? Aber auf diese kann natürlich bei unseren Objekten eine bestimmte Antwort nicht gegeben werden, weder für die Actinalia, noch für die anderen Theile des Flossenskelets. Wir können es nur als wahrscheinlich hinstellen, dass in Analogie mit anderen Flossenbildungen die ersten Actinalien sich als Fortsätze der Mesopterygialplatte entwickeln werden, wie das MOLLIER für die Selachier gezeigt hat und nach SEMON's Befunden für Ceratodus wahrscheinlich ist. Ob aber dieser für die ersten supponirte Modus auch für die später sich entwickelnden Geltung hat, dies ist mir nach den Befunden an den jüngsten Calamoichthys sehr zweifelhaft geworden.

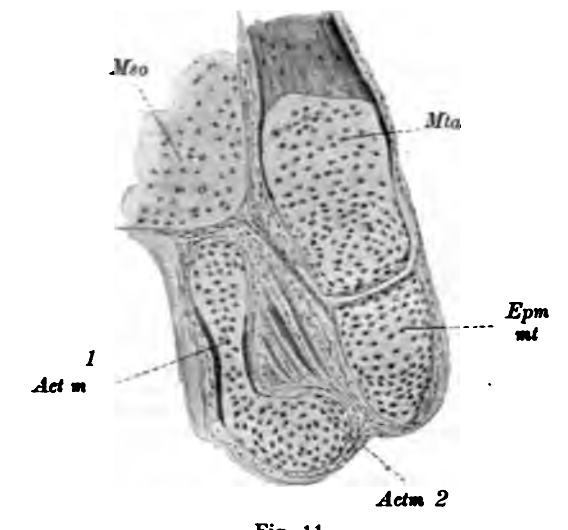


Fig. 11.

Calamoichthys 12 cm. Flachschnitt durch den distalen Theil des Metapterygium, das Epimarginale metapterygiale und das Metactinale. Schwache Vergrösserung. Bezeichnung wie auf den Tafeln.

Meine Wahrnehmungen an diesem werthvollen Objekte decken auffallende Facta auf und lassen es sehr bedauern, dass nicht noch jüngere Stadien zur Untersuchung herangezogen werden können.

Wie die Untersuchung der Flächenschnittserie lehrt, ist eine grössere Zahl von Actinalien bereits vollständig entwickelt, theils als Knorpel, theils bereits mit einer ganz dünnen Knochenhülse im Bereich der Diaphyse versehen. Dies gilt vor allem von den mehr aussen gelegenen Proactinalien. Gegen die Axe zu jedoch zeigen sich sehr eigenthümliche Befunde. Hier fällt auf einigen Schnitten ein Knorpelstreif auf, welcher in einiger Entfernung vom actinalen Rand des Mesopterygium diesem annähernd parallel verläuft (Fig. 14). Durch genaueres Studium der einzelnen Schnitte und Projektion der Schnittbilder auf einander erkennt man, um was es sich handelt. (Textfigur 9.)

Dieser Knorpelstreif entspricht distalen Epiphysen von Proactinalien und gehört einer grösseren Anzahl von solchen zu. Gegen die metactinale Region hin hört er mit scharfem Rande auf, hängt also mit einer ähnlichen, dort gelagerten Bildung nicht zusammen. Von dieser gemeinsamen Knorpelmasse aus erstrecken sich gegen das Mesopterygium zu längliche Fortsätze, welche zum Theil bereits eine dünne Knochenhülse zeigen. An einer anderen Stelle hat man den Eindruck, dass die

Knorpelmasse eine Einkerbung von der distalen Seite her erfahren hat. So ergeben sich Bilder unvollkommen von einander gesonderter Actinalien, zum Theil höchst unregelmässiger Art, die ich als Stadien der Neubildung solcher Skelelstücke aufzufassen geneigt bin.

Instruktiver sind die Verhältnisse der Metactinalia. Für das eine derselben kann eine vollständige Reihe von Befunden aufgestellt werden, welche die sekundäre Hervorbildung e i n e s Actinale aus einem anderen ziemlich unzweideutig dokumentiren.

Wir gehen aus von Cal. *A*. Hier ist nur e i n Metactinale vorhanden, dasselbe hat jedoch eine ganz merkwürdige Gestalt (Textfigur 12). Während es proximal das gewöhnliche Verhalten darbietet, läuft es distal in einen breiten Knorpelstreifen aus, welcher sich gegen das Epimarginale metapterygiale hin erstreckt. Die Anordnung der Knorpelzellen in diesem Auswuchs ist eine konzentrische und weist demselben bereits eine gewisse Sonderung zu. Eine solche ist auch äusserlich durchgeführt bei Cal. *B* (Fig. 1), wo man das Metactinale II als selbstständigen, längeren Knorpel sich zwischen Metactinale I und Cartilago metapterygialis gegen das Mesopterygium zu sich erstreken sieht. Eine Ossifikation, wie bei den übrigen endlich, ist auf Stad. Cal. *C* eingetreten, und damit sind die fertigen Zustände angebahnt (Fig. 3, Fig. 16.). Es erfolgt also die Vermehrung nach dem Rande hin und damit prägt sich die Axenlinie in einer neuen Bedeutung aus (s. u.)

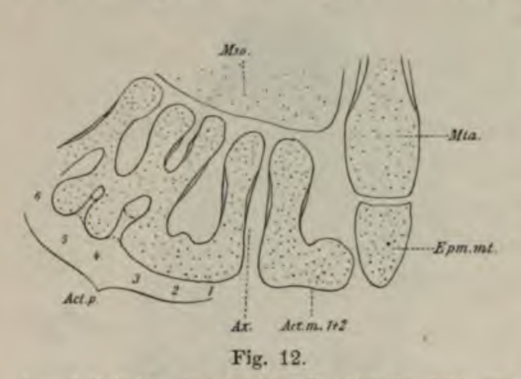


Fig. 12.

Aus 7 Schnitte konstruirtes Kombinationsbild von Actinalien des Cal. *A*. Bezeichnungen wie auf den Tafeln. Schwache Vergrösserung.

Was die Verbindungsweise der Actinalien mit dem Mesopterygium betrifft, so wird sich dieselbe zwar anfangs je nach dem Entstehungsmodus des betreffenden Actinale verschieden gestalten — einmal wird Synchondrose, das andere Mal Syndesmose das Erste sein — schliesslich aber finden wir überall die Ausbildung kleiner Gelenkhöhlen, deren Sonderung an den Schnitten von Cal. *A* sich gut verfolgen lässt. Damit bilden sich am distalen Mesopterygiumrand die kleinen Incisuren aus, welche in ihrer Tiefe Schwankungen unterworfen sind.

Indem wir die über die Actinalien eruirten Thatsachen überblicken, sehen wir uns in die Lage versetzt, das Wesentliche vom minder Wichtigen zu trennen und aus den komplizirten Verhältnissen das Primitive zu vermuthen, wenigstens in einigen Punkten. Andererseits können wir uns vergegenwärtigen, zu welchen Extremen gewisse, sich bei den Crossopterygiern zeigende Entwickelungsbahnen führen könnten.

Was das numerische Verhältniss betrifft, so könnte man wohl auf den ersten Blick geneigt sein, in der geringen Zahl der Actinalien den ursprünglichen Zustand zu erblicken. Dies ist gewiss insofern richtig, als damit eine ontogenetisch niedere

Stufe angedeutet ist; ob aber phylogenetisch Calamoichthys sich darin als die ältere Form herausstellt, ist mir sehr zweifelhaft. Nicht nur die durch andere Punkte bereits markirte Stellung der beiden Crossopterygier zu einander, auch Gründe allgemeinerer Art lassen es denkbar erscheinen, das Polypterus mit seinen vielen Strahlen, die noch dazu in viel schärferer Weise die Anordnung zur Axe sich bewahrt haben, den älteren Zustand erhalten hat. Ist dem aber so, dann sehen wir bei Calamoichthys einen Fortschritt auf der Bahn der Reduktion der Actinalia vollzogen, und diesen Weg kann man sich durch Unterdrückung der Abspaltung neuer Actinalia von präexistirenden leicht bis zu einer Stufe fortgesetzt denken, wo eine recht geringe Zahl nur noch den erwachsenen Zustand erreicht. Bei Cal. *A* ist ja die Zahl selbstständiger Actinalia eine sehr geringe.

Zu ähnlichen Anschauungen führt die Betrachtung der Grösse der Actinalien. Nichts wäre falscher, als auch hier in der geringen Länge der betreffenden Stücke bei Calamoichthys durchaus etwas Primitives erblicken zu wollen. Wenn die zuerst von GEGENBAUR betonte Beziehung der Actinalien zu den Marginalien richtig ist (s. u.!), so muss auch die geringere Grössendifferenz zwischen diesen beiden Arten von Skeletstücken den ursprünglichen Zustand repräsentiren. Ein solches Postulat sehen wir bei Polypterus erfüllt. Hier ist der Unterschied der Länge zwischen den grössten Metactinalien und dem Propterygium ein ganz minimaler, gar nicht zu vergleichen mit demjenigen zwischen Pro- und Metapterygium, während bei Calamoichthys von vorneherein eine mächtige Kluft Marginalia und Actinalia in ihren Grössenverhältnissen scheidet.

So würden wir denn als Extrem der bezüglich der Actinalien sich ausprägenden Entwickelungsrichtung den Besatz des Mesopterygium mit einer geringen Zahl kleiner länglicher Knochen zu erwarten haben.

Vor allem aber wichtig ist die Anordnung der Actinalia, durch welche die ganze Betrachtung des Flossenskelets vertieft wird. GEGENBAUR hatte schon die Besonderheit jener kritischen Region des unvollständigen Strahls erkannt (94, pag. 127), ja er spricht bereits von einer Vermehrung knorpeliger Strahlen an diesem Punkte. Mit Recht schliesst er aus seinen Wahrnehmungen, dass eine völlige Gleichartigkeit der Radien nicht vorhanden sei. Nun sind diese Angaben durch meine Beobachtungen in willkommener Weise ergänzt. Eine Axe ist thatsächlich vorhanden, von welcher aus die Anordnung der Actinalien ohne Weiteres verständlich wird. Diese Axe geht aber nicht durch die Mitte, sondern liegt dem Metapterygium viel näher. Diese Thatsachen deuten auch auf einen Prozess hin, den die Flosse durchmacht, doch können für die Bestimmung des Anfangs- und Endpunktes desselben nur allgemeinere Betrachtungen den Ausschlag geben.

Epactinalia (*Epa*).

Taf. I, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 15, 16.

Unter diesem Namen fasse ich alle knorpeligen Differenzirungen zusammen, welche sich distal von den Actinalien finden.

Gegenbaur fand dieselben in einfacher Reihe und zahlreicher als die Actinalia diesen aufsitzend. Pollard konnte auf Horizontalschnitten der Flosse eines kleinen Polypterus noch eine zweite Reihe kleiner, mit denen der ersten alternirender, also in Verlängerung der Actinalia gelegener Knorpelchen finden.

Mit voller Sicherheit lässt sich über diese Gebilde in der That nur an mikroskopischen Schnitten Aufklärung gewinnen. Ich habe dieselben daher auf Textfigur 7 und 8 nicht mit angegeben, da ich bei Polypterus keine mikroskopische Prüfung dieser Dinge vornehmen konnte. Auch an den Totalpräparaten von Calamoichthys kann man nicht sicher sein, ob bei der Entfernung der Weichtheile die zarten Knorpelchen vollzählig erhalten wurden.

Die Epactinalien treten in einem Gewebsstreifen auf, welcher sich distal von den Actinalien ausdehnt, und in welchem sich die Strahlen des Dermalskelets einsenken.

Ueber ihre Entwickelung konnte ich an meinen Objekten keinen Aufschluss gewinnen und konnte keine thatsächliche Bestätigung der gewiss berechtigten Annahme gewinnen, dass diese kleinen Knorpel als Abkömmlinge der Actinalien zu betrachten seien. Wenn auch noch nicht vollständig histiologisch differenzirt, so sind doch schon die ihnen entsprechenden Zellenmassen an dem jüngsten Calamoichthys-Stadium deutlich. Auch die alternirende Lage zu den Actinalien scheint sich früh einzustellen.

Von einer doppelten Aufreihung dieser Gebilde, wie sie Pollard beschreibt, habe ich mich mit Sicherheit bei Calamoichthys nicht überzeugen können.

Da die Einzelheiten dieser kleinen Bildungen für unsere Zwecke keine Bedeutung haben, so gehe ich nicht näher auf sie ein.

Epimarginalia (*Epm. pr.* und *Epm. mta.*).

Taf. I, Fig. 1, 2; Taf. IV, Fig. 14, 15, 17; Textfig. 7, 8, 9, 11.

Von besonderem morphologischen Interesse sind jene kleinen Knorpel, welche die Reihe der Actinalien an beiden Rändern abschliessen, hier mit den Marginalien in bestimmter Beziehung sich findend. Auf den ersten Blick könnte man geneigt sein, diese schon oben als Epimarginalia von mir bezeichneten Gebilde den Actinalien zuzurechnen. Im Anschluss an Gegenbaur scheint es mir aber richtiger, sie davon zu sondern. Gemeinsam mit den Actinalien haben sie die Lage im Niveau, aber nicht die Beziehungen zu den Skelettheilen. Sitzen sie doch nicht wie jene dem Mesopterygium auf, und damit ergiebt sich eine bedeutende Differenz. Aber auch im Verhalten selbst prägen sich Unterschiede aus. Während die Actinalia früher oder später der Ossifikation anheimfallen, bleiben die Epimarginalia, soweit es bekannt ist, immer knorpelig. Weder einer der früheren Beobachter, noch ich selbst, haben je eine Spur von Knochenbildung an einem Epimarginale gesehen. Weitere Unterschiede ergeben sich bei der speziellen Beschreibung.

Was zunächst die thatsächlichen Verhältnisse betrifft, so unterscheiden wir die beiden Epimarginalia ihrer Lage entsprechend als Epimarginale propterygiale (*Epm. pr.*) und Epimarginale metapterygiale (*Epm. mta.*).

Gemeinsam ist den beiden, dass sie ziemlich kleine Knorpel darstellen, von länglicher Form, welche zum Theil als eine typisch dreieckige erscheint.

Wir unterscheiden einen proximalen Rand und eine distale Spitze. Der proximale Rand bildet eine Art Pfanne von schwacher Aushöhlung, welche dem entsprechend gewölbten Theile des Marginals aufsitzt. Hier bildet sich immer ein Gelenk aus (Textfig. 11). Durch bindegewebige Massen hängt das Epimarginale mit benachbarten Theilen zusammen, zum Theil auch mit dem Mesopterygium.

Bei Polypterus sind die Epimarginalia etwas mehr lang und schmal, als bei dem anderen Crossopterygier (Textfig. 7 und 8, Taf. I, Fig. 1 und 2).

Von den Besonderheiten der beiden Epimarginalien hätten wir folgendes hervorzuheben:

Das Epimarginale propterygiale ist im Allgemeinen etwas länglicher als das andere; als ziemlich spitzer Kegel erscheint es bei Polypterus, als typisches Dreieck bei Calamoichthys (Fig. 1, 2). Man kann eine den übrigen Theilen völlig entsprechende Grössenzunahme für dieses Gebilde nicht konstatiren. Es macht eher den Eindruck, als bliebe es, ebenso wie das andere, relativ etwas im Wachsthum zurück.

Das Epimarginale metapterygiale ist bei Polypterus entschieden grösser als das andere, namentlich mehr in die Breite entwickelt.

Bei Calamoichthys hat es eine schwach konkave Basis und eine sanftgewölbte, distale Spitze. Man könnte die Form am passendsten derjenigen der Endphalanx eines menschlichen Fingers vergleichen (Textfig. 12). In den älteren Stadien schiebt es sich mit einem kleinen Fortsatz gegen das Mesopterygium hin vor, eine Stelle, die schon bei Cal. *A* durch eine Bandmasse angedeutet ist (Fig. 19, Fig. 2, Fig. 16).

Was nun die morphologische Bedeutung dieser Skeletstücke betrifft, so hängt das Urtheil über dieselben allerdings von allgemeineren Betrachtungen ab, aber schon hier können wir die Beziehung zu den Marginalien betonen.

Wenn die letzteren, wie dies GEGENBAUR bereits gethan hat, mit den Actinalien verglichen werden, so müssen die Epimarginalien mit den Epactinalien in eine Linie gestellt werden, und bezüglich der Genese ist es das wahrscheinlichste, dass wir in ihnen abgegliederte Stücke der distalen Epiphysen der Marginalien zu erblicken haben.

Allgemeine Betrachtungen über das recente crossopterygiale Skelet.

Wenn auch unser Material an lebenden Crossopterygiern ein sehr geringes, auf nur zwei Formen beschränktes ist, und obwohl wir von diesen fast nur den fertigen Zustand, und sehr wenig von der Entstehung in Erfahrung gebracht haben, so offenbaren sich doch Verschiedenheiten der einzelnen Befunde, welche uns auf bestimmte Entwickelungsbahnen innerhalb der recenten Zustände verweisen. Die

Beziehungen derselben auf Fossile soll erst später beleuchtet werden; denn ich lege grosses Gewicht darauf, dass gerade das wohl gesichtete recente Thatsachen-Material als feste Basis für alle allgemeineren Ueberlegungen hingestellt werde. Aber schon innerhalb des eng begrenzten Gebietes sind gewisse werthvolle Anhaltspunkte gegeben, welche die Geschichte des Crossopterygiums beleuchten. Die Zusammenfassung der speziellen Befunde wollen wir durch Einfügung derselben in einen Entwickelungsgang beleben.

Als Ausgangspunkt betrachte ich einen Zustand, wie er sich in den Hauptzügen theils bei Polypterus erhalten hat, theils aus später zu erörternden Gründen erschlossen werden kann.

Eine homogene Knorpelplatte nahm die Mitte der Flosse ein. Mit verschmälertem, proximalen Ende erreichte sie den Schultergürtel. Ein längerer ventraler und ein kürzerer dorsaler Rand vereinigten sich in einem distalen, der seinerseits wieder durch einen mässig vorspringenden Apex in eine grössere dorsale und eine kleinere ventrale Partie geschieden wurde. Dieser Punkt bezeichnet das distale Ende einer Linie, welche an der Knorpelplatte (Mesopterygium) selbst durch eine Reihe von Gefässlöchern markirt ist und welche sich als eine Axe offenbart mit Rücksicht auf die Anordnung von Strahlen, die dem distalen Rande der Platte aufsitzen. Solcher (Actinnlia) besteht eine geringere Zahl in ventraler Richtung sich erstreckend (Metactinalia) als in dorsaler (Proactinolia). Ihre Knorpelcylinder sind in der Mitte von Knochenhülsen eingefasst.

Den Actinalien gleichen grössere Skeletstücke, welche den dorsalen und ventralen Rand der mittleren Platte einnehmen. Von diesen Marginalien ist das dorsale Propterygium annähernd von gleicher Länge wie die Actinalien, während das ventrale Metapterygium bedeutend länger erscheint. Die Verknüpfung dieses Zustandes mit anderen hat im nächsten Kapitel zu geschehen.

Das Mesopterygium erfuhr eine Verschiebung in distaler Richtung. Die beiden Marginalia verdrängten es und nahmen ihm die Verbindung der freien Extremität mit dem Schultergürtel ab (Textfig. 13). Dabei verwischte sich mehr und mehr der Längenunterschied der beiden, hingegen vergrösserte sich ihre Differenz von den relativ kleiner bleibenden Actinalien. Die gemeinsame Funktion der Marginalien liess innigere Beziehungen derselben zu einander am proximalen Ende hervorgehen. (Textfig. 10, Fig. 17.)

Das Mesopterygium dehnte sich mehr in die Breite aus, und die Stelle des Apex wurde undeutlicher. Bei dieser Entfaltung war es vorzugsweise der dorsal gelegene Theil, welcher seine schon vorher gegebene Prävalenz bethätigte. Dadurch kam er in nähere Beziehungen zum Propterygium, als zum Metapterygium. Vorübergehende Verschmelzung beider Stücke mit einander legt davon Zeugniss ab. Distale Abgliederungen vom Knorpelmaterial der Marginalia und Actinalia liessen die Epimarginalia und Epactinalia hervorgehen. (Textfig. 14, 15.)

Noch einen Schritt weiter führen uns die Crossopterygier-Befunde, und die

sich ausprägende Entwickelungsrichtung ist, um sie recht scharf zu kennzeichnen, in extremer Weise auf Textfig. 17 zum Ausdruck gebracht.

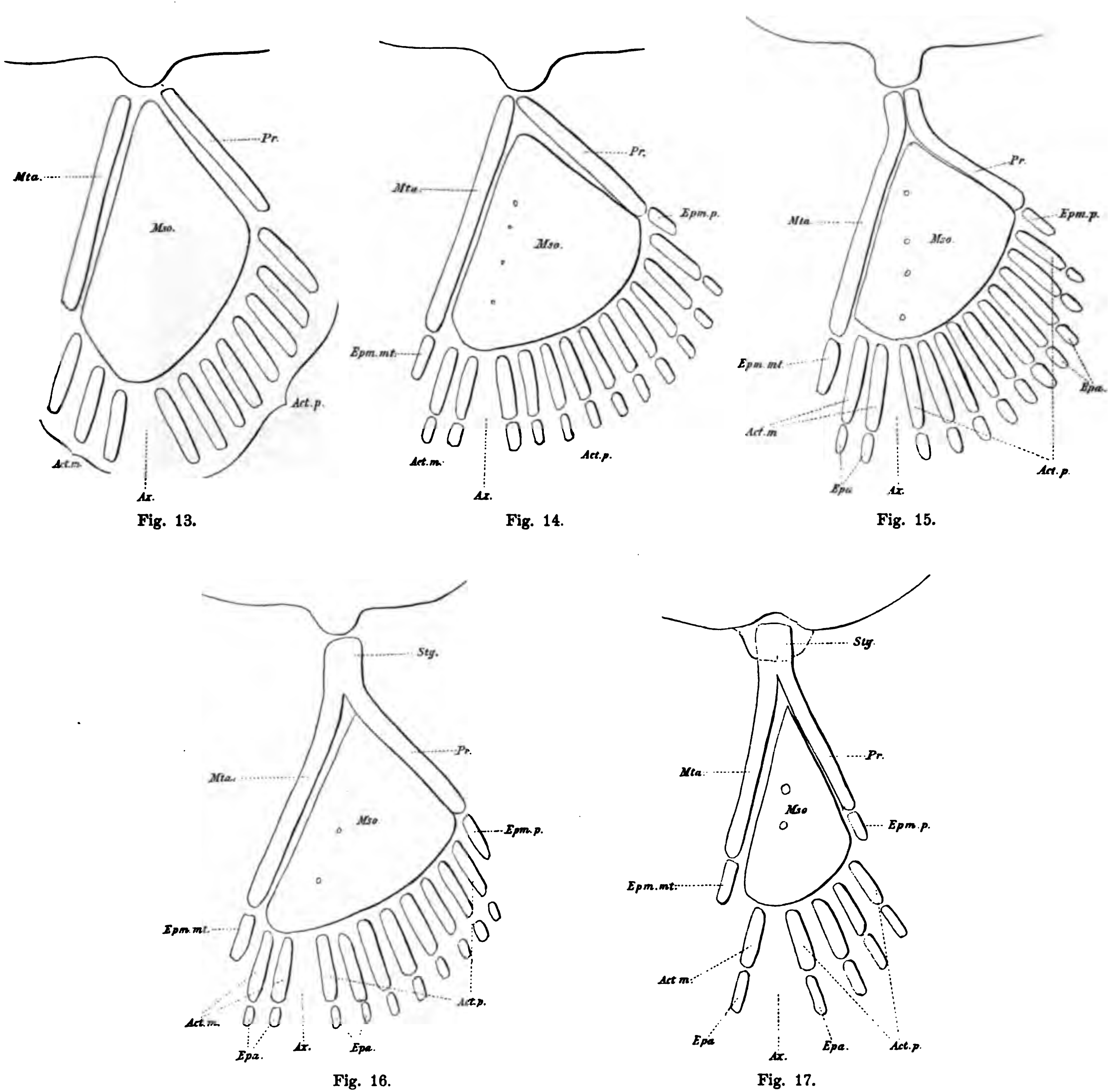


Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15. Fig. 16. Fig. 17.

Schematische Darstellung des Umwandlungsprozesses, welcher sich aus dem recenten Material am Crossopterygium-Skelet erschliessen lässt.

Fig. 13 stellt den Ausgangs-Zustand dar. Fig. 14, 15, 16 annähernd den gegenwärtigen Befund (Polypterus). Fig. 17 das Extrem, welches sich bei weiterer Entwickelung in gleicher Richtung ergeben würde.

Die distale Verschiebung des Mesopterygium dauert an, es tritt über das distale Niveau der Marginalien hinaus, immer zum Propterygium nähere Beziehungen als zum Metopterygium bewahrend. Der Längenunterschied von Pro- und Metapterygium gleicht sich mehr und mehr aus. Die Actinalia bleiben im Wachsthum zurück, auch in der Zahl. So trägt der distale Rand des Mesopterygium nur noch wenige Radien, deren Axenorientirung die Hauptzahl den Proactinalien zuweist.

Die Beziehungen der Marginalien im Bereiche des Schultergelenks steigern sich bis zur partiellen Verschmelzung derselben mit einander (Textfig. 16, 17). Ein neuer Theil geht so und zwar am medialen Rande der Selbstverbindung hervor, der Processus styloides. Er übernimmt die Verbindung der freien Extremität mit dem Schultergürtel, so weit dieser eine Vertiefung darbietet.

Die in diesen Vorgängen sich aussprechende Verschiebung der Skelettheile können wir durch das nachfolgende Schema zum Ausdruck bringen:

I.

Schultergürtel.
Metapterygium. Mesopterygium. Propterygium.
Actinalia.

II.

Schultergürtel.
Metapterygium. Propterygium.
Epimarginale. Mesopterygium. Epimarginale.
Actinalia.
Epactinalia.

III.

Schultergürtel.
Processus styloides.
Metapterygium. Propterygium.
Epimarginale. Mesopterygium. Epimarginale.
Actinalia.
Epactinalia.

C. Muskulatur.

Die Muskulatur der Crossopterygier-Brustflosse ist bisher nicht genügend untersucht worden. Die einzigen, in der Litteratur darüber niedergelegten Angaben von POLLARD könnten den Anschein erwecken, als ob hier sehr einfache Verhältnisse vorlägen, und doch ist dies nicht zutreffend. Sein allgemeines Urtheil fasst POLLARD dahin zusammen: „The muscles show signs of a differentiation from the primitive

Selachian condition but the differentiation does not proceed very far". In ähnlich kursorischer Weise ist auch die Darstellung der Befunde gehalten. Dieselbe umfasst 14 Zeilen. POLLARD unterscheidet vier Muskeln:

1. M. levator. Ursprung von der inneren Fläche der „dermal clavicle" (d. i. Cleithrum). Ansatz am propterygialen Flossenrand, mehr auf die mediale Fläche übergreifend.
2. M. protractor oder extensor. Oberflächliche Portionen von Schultergürtel, tiefe von Metapterygium und Mesopterygium; beide gehen zur Grenze des Myaltheils.
3. M. depressor. Von Coracoid und Cleithrum zum Metapterygium.
4. M. retractor oder flexor mit zwei correspondirend.

Diese skizzenhaften Angaben sind nicht gerade unrichtig, aber sie geben doch höchstens eine schwache Ahnung vom Sachverhalt. Auch die Abbildungen Taf. 29, Fig. 16 und 17 sind unzureichend.

Sonstige Angaben sind mir nicht bekannt geworden.

Bevor wir uns zum speziellen Gegenstand wenden, müssen wir Einiges über den allgemeinen Charakter der uns hier vorliegenden Muskulatur vorwegnehmen. Aehnlich wie bei anderen Flossenbildungen können wir auch hier nur sehr mit Vorbehalt von besonderen „Muskeln" reden*). Muskel-Individuen sind nur in untergeordnetem Maasse ausgeprägt. An ihrer Stelle finden wir Muskelmassen, die zum grössten Theil eine mehr flächenhafte Ausdehnung besitzen. In den einzelnen Partien solcher Muskelplatten machen sich jedoch Verschiedenheiten des Faserverlaufs geltend, und gerade diese wollen beachtet sein; legen wir uns die Frage vor, wie würde diese Muskulatur eventuell bei einer höheren Komplikation der ganzen Extremität sich umgestalten, so werden wir mit der Möglichkeit zu rechnen haben, dass Muskeltheile, welche vorläufig lediglich durch den einigen Bündeln gemeinsamen, von der Umgebung abweichenden Verlauf ausgezeichnet sind, sich zu einem selbstständigen Muskel heranbilden könnten. Bei einigen Muskelpartien, namentlich an den Rändern der Flosse prägt sich schon Derartiges aus, aber selbst hier ist es misslich, besondere Muskelnamen einzuführen. Um aber eine vergleichend-anatomische Basis zu gewinnen, sind gewisse Benennungen unvermeidlich.

Die Schwierigkeiten liegen auf der Hand. Man kann hier ebenso leicht eine wichtige sich anbahnende Sonderung übersehen, als in die Gefahr und den Verdacht kommen, der Natur durch übertriebenes Betonen gewisser Besonderheiten Zwang anzuthun.

Unter diesen Umständen musste mir vor allem daran gelegen sein, ein recht gutes Bild vom thatsächlichen Verhalten zu geben; dadurch kann gerade hier in vielen Fällen eine detaillirte Beschreibung überflüssig werden. Auf Taf. II sind die betreffenden Verhältnisse in sechs verschiedenen Ansichten dargestellt. Als Ergänzung mögen auch die Nervenbilder der Taf. III herangezogen werden, sowie die Schnitt-

*) Vergl. die Bemerkungen DAVIDOFFS über die Muskulatur von Ceratodus.

bilder von Calamoichthys auf Taf. IV. Letztere Form zeigt eine fast völlige Uebereinstimmung in allen wesentlichen Punkten mit Polypterus, an welchen wir uns in der Hauptsache halten wollen.

Fig. 5, Taf. II stellt die Muskulatur der rechten Polypterusflosse von aussen dar, so weit sie nach Entfernung der Haut sichtbar ist. Der Dermaltheil ist hier wie auf den anderen Figuren nur angedeutet. Links liegt der dorsale, rechts der ventrale Rand der Flosse. Danach kann man leicht die Orientierung mit Rücksicht auf die Flossendarstellungen in situ vornehmen. Von Skelettheilen sind sichtbar das Cleithrum, rechts eine kleine Ecke des Coracoidknorpels und, leicht durchschimmernd, die distale Epiphyse des Metapterygium.

Eine tiefere Ansicht der lateralen Fläche (linke Flosse) giebt Taf. III, Fig. 12, wo der Gelenkkopf des Schultergürtels sichtbar ist, und Fig. 9, Taf. II (linke Flosse), deren Beziehung auf die Skeletbilder sich leicht ergiebt. Ebenso sind die Bilder der Innenfläche Fig. 10 (tief) und Fig. 6 leicht zu deuten.

Fig. 7 und 8 zeigen die Ränder der Flosse, Fig. 7 den dorsalen, Fig. 8 den ventralen.

Betrachten wir diese zuerst, so fällt an beiden eine gemeinsame Eigenthümlichkeit auf, welche uns zu einer bequemen Disposition des Stoffes verhilft. Man wird vielleicht erwarten, dass dieselbe nach den Nerven vorgenommen würde, ich habe jedoch meine guten Gründe dies nicht zu thun.

Als Eintheilungsmittel wähle ich jene Furchenbildungen, die sowohl auf Fig. 7 als 8 sichtbar sind und vom Schultergürtel aus gerade herunterlaufen, genau der freien Kante entsprechend. Es ist daher berechtigt, von einem Sulcus propterygialis und metapterygialis zu sprechen.

Der Sulcus propterygialis (*su. prt.*) geht vom Cleithrum (*Clei.*) aus und endet als solcher im distalen Drittel des Propterygiums, von wo an eine starke Sehne seine Stelle einnimmt. Der Sulcus metapterygialis (*su. mta.*) beginnt am caudalen Ende des Coracoidknorpels (*Co.*) und bleibt als Furche weit distal erhalten, fast bis zum Ende des Myaltheils, an welchem die distale Epiphyse des Metapterygiums durchschimmert.

Durch diese beiden Furchen wird die ganze Muskulatur in zwei grosse Gruppen geschieden, die laterale und die mediale Flossenmuskulatur, deren jede wir nun gesondert betrachten wollen.

Laterale Flossenmuskulatur.

Wir untersuchen diese zunächst in ihren oberflächlichen Theilen, wie sie sich nach Entfernung der Haut (Taf. II, Fig. 5) oder auf Flachschnitten (Textfig. 18) darstellt. —

Da fällt zunächst eine wichtige, nicht muskulöse Bildung auf, welche im proximalen Theil gelegen als Mittel zur Eintheilung der Muskulatur dienen kann. Es handelt sich um eine Art Inscriptio tendinea, um ein Intermuskularseptum,

welches die Muskulatur durchsetzt und theils am Anhaftungspunkt der Muskelfasern, theils als ihre Ursprungsstätte von Bedeutung ist.

Dieses laterale Flossenseptum (*spt. lat.*) (Fig. 5, 7, Textfig. 18), wie ich diese sehr wichtige Bildung nennen möchte, bietet in seiner Entfaltung manche individuelle Schwankungen dar. Es läuft bald mehr in querer Richtung (wie Taf. II Fig. 5) oder mehr schräg dorsal absteigend über die Flosse; bald ist es mehr oberflächlich, bald mehr in die Tiefe entwickelt. Seine stärkste Ausbildung hat es immer ungefähr in der Mitte an der durch die Buchstaben-Erklärung markirten Stelle (siehe auch Textfig. 18). Dieses Septum sondert die oberflächliche laterale Flossenmuskulatur in einen proximalen und einen distalen Theil. Beide sind in sehr charakteristischen Punkten von einander verschieden. Die proximale Muskelmasse entspringt in einem grossen Umkreis, und ihre Fasern konvergiren zum grossen Theil zur Insertion hin, zum Theil laufen sie einander parallel. Die distale Muskelmasse verhält sich umgekehrt: Ihre Fasern divergiren vom Ursprung, d. i. vom Septum aus und erreichen strahlenartig einen weiten Umkreis.

Dies wichtige Bild der Muskelanordnung verdient mehr Beachtung, als die Einzelheiten, die sich noch über die beiden Gruppen hinzufügen lassen, und am liebsten würde ich jede Namengebung vermeiden. Da dies nicht gut angeht, so mag der proximale Theil der lateralen Flossenmuskulasur als M. z o n o s e p t a l i s (*z. spt.*) gelten. Derselbe entspringt in der Hauptmasse vom primären Schultergürtel in der lateralen Umgebung des Gelenkkopfes, vom Coracoid und zum Theil von der Innenfläche des Cleithrums. Auf Taf. III, Fig. 12 ist der proximale Theil des Muskels durchschnitten dargestellt. An der Oberfläche prägen sich einige Portionen etwas selbstständiger aus. Namentlich die vom Coracoid kommende (P. coracoseptalis) (*co. sept.*) fällt durch ihren schrägen Faserverlauf auf. Bei älteren Thieren wird er fast senkrecht zur Flossenaxe, in jüngeren ist er mehr schief gerichtet. Er bildet einen sehr scharfen distalen Rand, unter welchem andere Muskeln zum Vorschein kommen. Die nächst dorsalen Partien richten sich mehr empor und leiten über zu jener Muskelmasse, welche den dorsalsten Theil des Septums einnimmt. Hier ist dasselbe unvollständig, und wir sehen daher diese Muskelmasse — sie stellt einen Theil dessen dar, was POLLARD „Levator“ nennt — am Propterygium direkt sich inseriren.

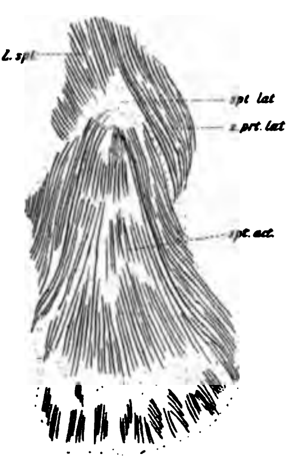


Fig. 18.
Schnitt durch die laterale Flossenmuskulatur, der Oberfläche parallel, von Calamoichthys 25 cm lang. Bezeichnungen wie auf den Tafeln. Schwache Vergrösserung.

Man übersieht diese Portion am besten auf dem dorsalen Randbild (Fig. 7). Wir wollen sie als Portio zonopropterygialis lateralis (*z. prt. lat.*) bezeichnen. Sie stellt eine starke Muskelmasse dar. In ihrer Endsehne eingeschlossen liegt die Cartilago parapropterygialis (Fig. 9). Einige Fasern erstrecken sich über diesen Knorpel fort bis zum distalen Ende des Propterygiums, andere (Textfig. 14) finden bereits weit proximal ihre Insertion.

Was die Funktion dieser Muskelmasse betrifft, so wirkt sie vermittelst des Septum auf das Mesopterygium ein; je nachdem die Fasern hier oder am Propterygium eingreifen, wird der Effekt der Kontraktion ein verschiedener sein. Die Randpartien werden in der That (POLLARD) die Levation der Flosse besorgen (siehe wegen dieser Bewegungen der Flosse im Ganzen weiter oben!), die mittleren Partien hingegen werden die Flosse abduciren und im Verein mit der coracoseptalen Portion drehen, in dem Sinne, dass das Propterygium nach aussen kommt. Dieser Muskel also ist es, welcher die von mir als Schwimmstellung bezeichnete Situation der Flosse vorzugsweise herbeiführen wird (s. Textfig. 5).

Wir kommen nun zur distalen Gruppe, von welcher wir bereits den am Septum entspringenden Theil erwähnt haben. Es kommt aber noch jener andere hinzu, welcher zwar an den andern anschliesst, aber doch selbstständig unter dem freien Rand des Coracoseptalis hervortritt.

Der erste Theil, dessen divergirenden Verlauf wir betonten, strahlt zur Flossenbogenlinie aus und da er am distalen Theil der Actinalia in seine Endsehnenmasse übergeht, die ihrerseits mit dem Dermalskelet zusammenhängt, so können wir ihn als M. septoactinalis (*sptact.*) bezeichnen. Wir sehen ihn funktionell zweifellos als Extensor pterygii thätig, und daher mag er auch den Namen des Extensor superficialis führen (Fig. 5, Textfig. 13).

Ventral ist er nur durch eine ganz leichte Furche von der anderen, eben erwähnten Muskelmasse geschieden, welche in der Insertion vollständig dem vorigen gleicht.

An dieser unter dem Coracoseptalis erscheinenden Muskulatur sind wieder zwei Theile zu unterscheiden. (Fig. 5 u. 8.) Ich will sie sondern als M. mesopterygio-actinalis (*ms. act.*) superficialis und M. coraco-metapterygialis (*co. mta.*).

Der erstere besitzt nur geringe Selbstständigkeit, leitet vom oberflächlichen zum tiefen Extensor über. Der andere hingegen ist eins der am besten ausgeprägten Muskelindividuen der ganzen Flosse (Fig. 8, 14, 15, 16).

Er entspringt genau am Rand des Coracoid, ventral vom Foramen und läuft längs des Metapterygium sich allmählich verjüngend bis zu dessen distaler Epiphyse und zum Epimarginale metapterygial. Dies ist der Muskel, den POLLARD mit Recht als Depressor bezeichnet hat.

Am dorsalen Rande ist ein kleiner Theil des Extensor superficialis etwas selbstständig entfaltet. Man erkennt ihn auf Fig. 5, auch auf Fig. 16, wo sein Ursprung von der Cartilago parapropterialis deutlich ist. Man kann ihn als Musculus marginalis propterygii bezeichnen.

Die distalen Partien des Extensor superficialis zeigen Unregelmässigkeiten des Faserverlaufs, namentlich bei Calamoichthys, im Bereich der Actinalia.

An die oberflächliche Muskelmasse schliesst sich eine tiefe der lateralen Flossenfläche. Dieselbe ist zum grössten Theil dadurch ausgezeichnet, dass sie von der Flosse selbst ihren Ursprung nimmt, nicht vom Schultergürtel. Nur ein Muskel ist davon ausgenommen, den wir als einen tiefen Kopf des Septoactinalis auffassen könnten. Lateral vom Gelenkkopf des Schultergürtels entspringt eine sehr zierliche rundliche Sehne (Fig. 12 Taf. III), von der Umgebung gesondert, bis zu einer auffallend hochgradigen Selbstständigkeit. Sie geht in einen entsprechend schlanken Muskelbauch über, der in den oberflächlichen Extensor übergeht; beide sind nämlich keineswegs scharf von einander geschieden. Legt man den tieferen frei, so werden viele vermittelnde Züge durchtrennt.

Die eigenartige Muskelportion, die ich hier schildere, konnte ich auch auf den mikroskopischen Schnitten von Calamoichthys finden. Ich will sie M. glenopterygialis (*gl. pt.*) nennen.

Vom tiefen Extensor giebt Fig. 9 ein vollständiges Bild, das keines Kommentars bedarf (vergl. ferner Fig. 12, Fig. 14, Fig. 16). Die Ursprünge werden hauptsächlich vom Mesopterygium bezogen.

Der Verlauf der Fasern ist nicht in der ganzen Dicke des Muskels der gleiche. Je tiefer man kommt, um so mehr weicht die radiäre Richtung einer schrägen. Dies konnte sowohl makroskopisch an Polypterus, wie mikroskopisch an Calamoichthys dargestellt werden. Fig. 16 erläutert das Verhalten hinreichend. Die Faserzüge gehen von der Gegend des Metapterygiums aus und erstrecken sich ganz schräg hinüber zu den dorsalen Partien des Mesopterygiums und zu den Actinalien. Nur ganz ventral bleibt der alte Zustand gewahrt. Hier strahlen die Fasern von einem dem distalen Drittel des Metapterygiums entsprechenden Punkte aus. Man wird daran erinnert, dass durch diese Gegend die Axenlinie läuft, und dass die dorsale Partie des Mesopterygiums sich besonders stark entfaltet.

Im Bereich der Actinalia scheint, auch am tiefen Extensor, eine gewisse mit diesen Skelettheilen in Beziehung stehende Umordnung der Fasern sich einzustellen. Zwischen die Actinalia dringt diese Muskulatur, soviel ich sehe, nicht ein. Wohl liegt hier eine solche, aber diese stammt von der medialen Seite her.

Mediale Flossenmuskulatur.

Auch auf dieser Seite der Flosse finden wir ein sehniges Gebilde, welches die Muskelanordnung beherrscht und überaus charakteristisch ist. Keine quere Inscriptio tritt uns hier entgegen, sondern ein Längsstrang, welcher vom Schultergürtel ausgehend dem grössten Theil der oberflächlichen Muskulatur als Ursprungsstätte dient. Wir wollen dies Gebilde als das mediale Flossenseptum (*spt. med.*) bezeichnen, ohne damit eine nähere Beziehung zum lateralen ausdrücken zu wollen. (Fig. 7, Textfig. 19.

Das Septum entspringt vom Coracoidknorpel auf dessen medialer Fläche unweit jener grossen Trichteröffnung, die sich zum Foramen coracoideum verjüngt. Auf den mikroskopischen Schnitten lässt sich Ursprung, Verlauf und Bau des Stranges sehr gut beurtheilen. (Textfig. 19, Calamoichthys.) Es besteht aus typischem Sehnengewebe, parallel verlaufenden Fasern, zwischen denen sehr schmale, lange Kerne sich finden.

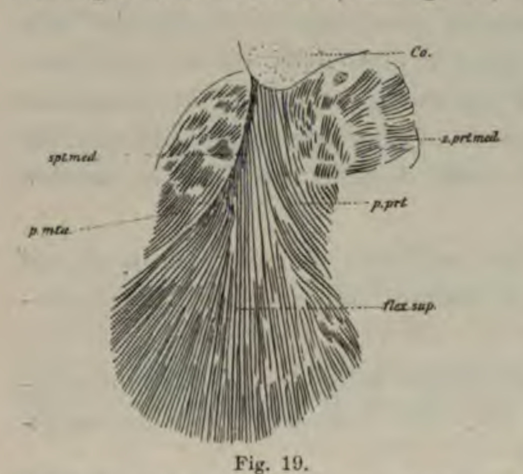


Fig. 19.

Schnitt durch die mediale Flossenmuskulatur, der Oberfläche parallel, Calamoichthys 25 cm lang. Bezeichnung wie auf den Tafeln. Schwache Vergr.

Vom Coracoid aus zieht das Septum in fast geradem Verlauf distal. Eine leichte, dorsalkonvexe Biegung tritt jedoch deutlich hervor. So schlägt das Gebilde eine dem ventralen Rand annähernd parallele Verlaufsrichtung ein und entspricht darin einer am Skelet deutlich erkannten Linie, deren Natur als Axe wir wahrscheinlich machen konnten. Darin liegt eine sehr beachtenswerthe Beziehung der Sehne ausgedrückt. Dieselbe erreicht nicht die Flossenbogenlinie. Sie endet in einer radiären Muskelmasse, deren Züge gleichmässig den distalen Rand des Myaltheiles einnehmen. Soweit aber diese Sehne vorhanden ist, scheidet sie die oberflächliche Muskulatur in eine dorsale und eine ventrale Portion. Die ventrale bildet die mediale Begrenzung des Sulcus metapterygialis, die dorsale hingegen wird vom Sulcus propterygialis noch durch eine Muskelmasse geschieden, welche im Verlauf, Ursprung und Insertion dem Musc. zonopropterygialis dorsalis sehr ähnlich ist, und den wir daher mit dem entsprechenden Namen, nur durch medialis unterschieden, belegen wollen. Den anderen Theil fasst man am besten als Flexor superficialis zusammen, wenn auch damit die Funktion nur unvollkommen ausgedrückt wird.

Der Musc. zono-propterygialis medialis (*z. prt. med.*) wird ausser auf Fig. 6, auf Fig. 7 gut übersehen. Er entspringt neben dem Gelenkkopf, von der Innenfläche des Cleithrum und der benachbarten Aussenfläche des primären Schultergürtels. Seine Fasern konvergiren stark und finden an der medialen Fläche des Propterygium ihren Ansatz. Dieser Muskel schliesst sich in seiner Funktion jedenfalls dem entsprechenden lateralen an, daher hat POLLARD auch beide als Levator zusammengefasst; in seiner Anordnung aber möchte ich ihn dem Flexor mehr anreihen, von dem er auch bei Calamoichthys noch nicht so scharf wie später gesondert zu sein scheint.

Der Flexor superficialis (*flex. sup.*) lässt sich, wie ausgeführt, leicht in zwei Portionen sondern.

Die dorsale ist die mächtigere. Wir nennen sie portio propterygialis und metapterygialis (p. prt. und p. mt.). Der Faserverlauf der ersteren entspricht ungefähr der Anwendung der Proactinalia, die in ihren Bereich fallen. Die Fasern gehen schräg vom Septum ab, im Allgemeinen damit einen Winkel von ca. 30° bildend. Die dorsale Partie scheint wiederum einige Selbstständigkeit zu besitzen. — Ganz allmählich vollzieht sich gegen das distale Ende des Septums hier eine Umordnung der Fasern, sodass dieselben schliesslich in der Verlängerung des Septums gelegen sind. Damit wird die Verlaufsrichtung erreicht, welche dem ventralen Theil der Portio metapterygialis im Ganzen eigen ist. Ganz proximal aber hängt sein Ursprung mit dem Septum zusammen. Von da aus divergiren die Fasern dieses Muskels leicht zur Flossenbogenlinie hin.

Was die Funktion dieser Muskellage anbelangt, so dürfte sie die der Flexion und der Adduktion mit einander vereinigen. Ausserdem werden die einzelnen Faserzüge noch besondere Wirkungen entfalten können; die mehr dorsalen würden eine supinirende, die mehr ventralen eine pronirende Bewegung durch die Art ihres Faserverlaufs besorgen müssen.

Auch deuten manche lokale Verschiedenheiten des Faserverlaufs auf weitere Komplikationen der Bewegung hin. Ebenso wie beim Extensor werden wir aber auch hier an wellenförmig von einem Rand der Flosse zum andern fortlaufende Bewegungen zu denken haben.

In der Tiefe hängt das mediale Flossenseptum mit anderen Theilen zusammen. Es geht hier in jene Bandmasse über, welche als Ligamentum zonomesopterygiale beim Skelet beschrieben wurde. Diese Thatsache ist wichtig für spätere Betrachtungen. Ich will nur daran erinnern, dass hier sich jener Zusammenschluss der Marginalien vollzieht, wodurch der Proc. styloides gebildet wird. Diese tiefen, bindegewebigen Theile hängen mit einer tiefen Flexorenmasse zusammen, welche auf Fig. 10 Taf. II, Fig. 13 Taf. III, Fig. 15 und 17 Taf. IV, übersehen werden kann.

Die Sonderung in einen M. flexor superficialis und profundus hat POLLARD ganz richtig erkannt. Kürzlich hat er gelegentlich darauf nochmals hingewiesen in der Diskussion des Vortrags von EISLER über die Flexoren (Verhandl. der anatom. Gesellschaft Basel 1893).

Vollständig glatt lässt sich aber auch hier die Scheidung der beiden Muskellagen nicht vernehmen, ebenso wenig wie auf der lateralen Fläche. Auch hier finden sich vermittelnde und verbindende Faserzüge.

Aehnlich wie an der entsprechenden Extensorenmasse lässt auch der tiefe Flexor verschiedene Faserrichtungen in verschiedenen Niveaus erkennen. Wir treffen zuerst auf radiäre Fasermassen, welche von Lig. zonomesopterygiale ausstrahlen, mehr gegen das Skelet zu aber kommen schräge Faserzüge zum Vorschein, die gerade auf den mikroskopischen Flachschnitten äusserst gut zu sehen sind. Sie entsprechen genau den tiefsten Zügen des Extensor und gehen von der Gegend des

Metapterygiums — von diesem und dem Mesopterygium entspringend — schräg distal gegen den dorsalen Rand hin (Fig. 15).

Distal gewinnen diese Muskelmassen noch im Bereich der Actinalia Komplikationen. Ihre Fasern werden hier sehr zart und liegen eng an einander. Weiterhin senken sie sich zwischen die Actinalia ein, wobei sie vielfach divergirende Verlaufsrichtung annehmen.

So finden wir in Räumen zwischen der Actinalia besondere kleine Muskeln, welche bisher nicht beachtet worden sind — auch Pollard erwähnt sie nicht — und welche den Namen der Musculi interossei verdienen. Wie erwähnt, scheinen sie mir in toto von der medialen Muskelmasse herzustammen (Fig. 16).

Das Thatsachenmaterial, welches wir über die Flossenmuskulatur ermitteln konnten, ist nicht so reich, wie das am Skelet gewonnene. Wir können hier nicht so feinen Unterschieden nachgehen, wie sie sich am Skelet als wichtige Fingerzeige ergaben. Als Uebersicht mag die beifolgende Tabelle dienen, in der die Muskelmassen übersichtlich geordnet worden sind.

Bezüglich der allgemeinen Betrachtung der Muskulatur können wir hier, auf die Crossopterygier uns beschränkend, nur einige wichtige Hauptpunkte hervorheben, welche die Eigenart derselben zum Ausdruck bringen.

Vor allem ist wichtig, dass alle Muskelmassen sich in die beiden grossen Gruppen bringen lassen, die wir als laterale und mediale unterschieden haben. Darin liegt ein gewisser niederer Zustand ausgedrückt.

Andererseits aber muss betont werden, dass eine bestimmte Differenzirung Platz gegriffen hat und in der allmählichen Ausprägung schärfer gesonderter Muskelindividuen uns gleichsam noch in voller Thätigkeit hier entgegentritt. Bei dieser Differenzirung ist es wichtig, dass sich ein verschiedener Gang derselben ausprägt für die mediale und für die laterale Fläche, für den dorsalen Theil und für den ventralen Theil.

Auf beiden Flächen sehen wir sehnige Partien eine wichtige Rolle spielen, aber in ganz verschiedener Weise. Lateral finden wir eine ziemlich oberflächliche quer verlaufende Inscriptio, medial eine starke mit dem Skelet in der Tiefe zusammenhängende, in der Richtung der Flossenaxe verlaufende Sehne. Lateral finden wir die Sonderung in einen proximalen und distalen Theil, medial in einen dorsalen und ventralen Theil.

Die grösste Selbstständigkeit der Muskeltheile wird an den Rändern erreicht. Auf beiden Flächen ist die Sonderung in oberflächliche und tiefe Muskulatur eingetreten.

Man könnte vielleicht schon an dieser Stelle eine Erklärung dafür erwarten, dass die Muskulatur so und nicht anders beschaffen ist. Eine solche wäre in der

Hauptsache gegeben, wenn die Phylogenese der beiden grossen Muskelgruppen mit den am Skelet sich vollziehenden Umwandlungen in genetischem Konnex nachgewiesen würde. Diese schwierige Aufgabe verlangt jedoch den Nachweis eines Ausgangspunktes, eines Urzustandes für Skelet und Muskulatur, und über diesen können wir am Objekt selbst nur unvollkommenen Aufschluss erlangen. Wir kommen daher im II. Kapitel auf diesen Punkt zurück.

Uebersichtstabelle der Muskulatur an der Brustflosse von Polypterus.

Laterale Gruppe.

M. zonoseptalis { m. coracoseptalis. / m. zonopropterygialis lateralis.

M. septoactinalis.
M. mesopterygioactinalis superf.
M. marginalis propterygii
} M. extensor superfic.

M. glenopterygialis.
M. coracometapterygialis.
M. extensor profundus.

Mediale Gruppe.

M. zonopropterygialis medialis.
M. flexor superficialis { p. promesopterygialis. / p. metapterygialis.
M. flexor profundus.
Mm. interossei.

D. Nerven.

Die Nerven der Crossopterygier-Brustflosse sind bisher ebenso vernachlässigt worden, wie die Muskeln derselben, obwohl sehr primitive und wichtige Zustände vorliegen.

Auch hier ist POLLARD der einzige Autor, von dem Angaben in der Litteratur zu verzeichnen sind, aber wie bei der Muskulatur, so ist auch bezüglich der Nerven die Darstellung so skizzenhaft und kursorisch, dass man kein deutliches Bild bekommt, und die bildlichen Darstellungen genügen auch hier keineswegs (cf. seine Fig. 17 und 18). Ich kann nur sagen, dass im Allgemeinen die meisten Angaben POLLARD's sich mit meinen Wahrnehmungen in Einklang bringen lassen, in manchen Punkten freilich finde ich die Dinge anders und muss der Möglichkeit individueller Variation der Untersuchungsobjekte weiteren Spielraum geben.

Ich will zunächst ganz kurz seine Resultate anführen, indem ich seine Ausdrücke in meine Nomenklatur übersetze.

Mit Recht betont POLLARD als wichtigstes Factum, dass eine geringe Anzahl der ventralen Aeste vorderster Spinalnerven die Flosse versorgen. Es sollen nach dem Autor fünf sein, deren ersten er als den Hypoglossus bezeichnet, dem sich die vier ersten Spinalnerven anschliessen. Ich will sie schon hier bei der Wiedergabe der fremden Schilderung als Nervi pterygiales I—V bezeichnen:

N. I bildet mit II eine Anastomose, auch hängt er mit weiter cranial gelegenen Nerven zusammen.

N. I soll den obersten Theil des „Protractor" versorgen, d. i. nach meiner Ausdrucksweise den proximalen Theil der lateralen Muskelmasse.

N. II. soll den Levator (M. zonopropterygialis lateralis und med. mihi), sowie den Extensor versorgen, ein anderer Zweig geht zu den Flexoren.

N. III theilt sich in zwei Aeste: der eine bleibt auf der medialen Seite und versorgt Flexoren, der andere dringt mit der Arterie durch den Schultergürtel (Foramen coracoideum) zu den Extensoren.

N. IV. soll mit zwei Zweigen theils zur medialen, theils zur lateralen Gruppe gehen, indem das Metapterygium als Uebertrittsstelle dient.

N. V soll der Nerv des „depresor" sein, d. i. meines Coracometapterygialis.

Ich wende mich nun zur Darstellung meiner eigenen Befunde, welche an der Hand der auf Taf. III gegebenen Abbildungen keine Schwierigkeiten bereiten wird. Die drei Figuren sollen einander ergänzen. Als Orientirungsbild dient Fig. 11. Dasselbe zeigt die Lagerung der Nervi pterygiales zu den benachbarten Theilen. Fig. 12 und 13 geben Detailbilder des Verlaufs der Nerven auf der Flosse selbst und zwar einmal von der Innen-, das andere Mal von der Aussenseite, wobei immer die oberflächliche Muskelschicht fortgenommen wurde. Auch auf den Schnittbildern von Calamoichthys, Taf. IV, ist manches bezüglich der Nerven zu sehen.

Unsere Schilderung gliedert sich naturgemäss in zwei Theile. Zuerst haben wir den Zusammentritt der Nerven und ihr Verhalten zu einander zu betrachten, sodann die Vertheilung derselben an der Extremität.

Der erste Punkt lenkt sofort unsere Aufmerksamkeit auf eine Schwierigkeit. Man könnte versucht sein, in Analogie mit höheren Formen von einem Plexus pterygialis zu sprechen und dies geschähe mit ebensoviel Recht wie Unrecht. Denn von den Nerven, welche zur Flosse gehen, verbinden sich in der That zwei miteinander nach Art eines Plexus, aber die anderen thun dies nicht. Wir haben also einen unvollständigen Plexus vor uns, und gerade dies ist ja von so grosser Bedeutung. Wir wollen daher den Namen des Plexus nicht benutzen und kurzweg von Nervi pterygiales sprechen.

Was die Zahl derselben betrifft, so kann ich nur vier finden. Wenn POLLARD fünf angiebt, so mag er ja für sein Objekt Recht haben; bei dem von mir speziell daraufhin untersuchten Exemplar sind es nur vier.

Um die Situation dieser vier Nervi pterygiales richtig würdigen zu können, ist es geboten, einen Blick auf die Fig. 11 zu werfen:

Der Schultergürtel ist auf der linken Seite in situ gelassen. Hier erkennt man die Clavicula (*Clav.*), noch theilweise das Herz (*Cor.*) deckend. Dieses ist im eröffneten Perikard liegend dargestellt. Von der distalen Spitze des Perikards gewahrt man die Lebervene (*V. hep.*), welche sich bis zur Leber (*Hep.*) verfolgen lässt. Seitlich davon sind die Schwimmblasen angedeutet. Der hintere Abschluss des Kiemendarms erscheint jederseits als eine schräge, leicht lateral-konvexe Linie (*Visc.*). Auf der linken Seite des Thieres (also rechts in der Figur) sind die Austrittsstelle der Pterygialnerven und ihr anfänglicher Verlauf mit Rücksicht auf die Verbindungsweise von Schultergürtel und Wirbelsäule dargestellt. Wir müssen hier eines Bandes Erwähnung thun, welches bisher sehr wenig beachtet zu sein scheint. Es ist mir nicht wahrscheinlich, dass es gar nicht beschrieben sein sollte, aber ich finde in der Litteratur nichts darüber. Dasselbe geht von dem vordersten Theile der Wirbelsäule aus, von seitlichen Partien eines Wirbelkörpers und inserirt am Cleithrum; dieser Knochen läuft dorsal in zwei Fortsätze aus, einen breiten hinteren und einen sehr spitzen vorderen. An letztem geht das Band, welches ich als Ligamentum cleithro-vertebrale (*Lig. Cl. V.*) zu benennen vorschlage*). Zu den Nerven verhält es sich wie die bekannten Polypterus-Rippen, die als durchschimmernde Theile angedeutet sind. Der erste Nervus pterygialis erscheint cranial von dem Band, der zweite distal davon.

Was die Natur des N. pteryg. I betrifft, so muss dieselbe hier ausserhalb der Untersuchung bleiben. POLLARD bezeichnet ihn als Hypoglossus und ich verweise auf die von diesem Autor gegebene Darstellung der Kopfnerven des Polypterus. Auch mag auf die in Aussicht stehenden Untersuchungen von BÉLA HALLER über dieses Nervengebiet verwiesen werden. Wir müssen hier eine Schranke ziehen und innerhalb der gesteckten Grenzen bleiben, und hierfür hat der in Rede stehende Nerv zunächst nur die Bedeutung, dass er der erste ist, welcher an der Versorgung der Gliedmasse theil hat.

Auf der rechten Seite des Thieres ist der Uebertritt der Nerven zur Flosse dargestellt. Die Flosse ist in die Supinationsstellung gebracht, wesentlich desshalb, um alles möglichst übersichtlich zeigen zu können. Auch hat diese Stellung den Vortheil, dass die Vergleichung mit höheren Befunden erleichtert wird, da wir ja gewöhnt sind, den Plexus brachialis in der entsprechenden Situation zu prüfen.

Die Rumpfmuskulatur ist bis zum Niveau der Flosse abgetragen und zeigt die Myosepten. An der Flosse ist die Muskulatur der medialen Fläche sichtbar. Cranial liegt die Gegend des Metapterygiums. Hier erkennt man den Sulcus meta-

---

*) Es ist hier nicht der Ort, die Frage nach der Morphologie dieses wichtigen Anheftungsapparates des Schultergürtels zu besprechen, ein Thema, das gewiss interessante Ergebnisse liefern könnte.

pterygialis. Von Muskeln sieht man den Flexor superficialis und den Zonopropterygialis medialis.

Die Knickungsstelle proximal von der Gliedmasse ist der freie Rand des Schultergürtels, welcher sich unter dem Gelenkkopf befindet. Weiter zum Rumpf hin erscheint die tiefe trichterförmige Einziehung, welche zum Foramen coracoideum leitet. Auch dieses selbst ist sichtbar, und man sieht in ihm den grossen Arterienstamm verschwinden, die Arteria pterygialis (a. pt.), wie ich sie nennen will. Sie geht in ziemlich gerader Richtung mitten zwischen den Nerven durch auf ihr Ziel hin, ventral vom Lig. cleithrovertebrale.

Den Verlauf der Nerven zur Gliedmasse können wir in sehr einfacher Weise skizziren. Nerv I und II vereinigen sich zu einem Stamm (*προ*), welcher die Gegend des Propterygiums aufsucht. Nerv III zieht in gerader Richtung zur mesopterygialen Region (*μσο*), und Nerv IV erreicht den metapterygialen Rand (*μτα*). Einfacher kann der Thatbestand kaum gedacht werden. Selbst die einzige scheinbare Komplikation lässt sich leicht aufklären und beseitigen. Dieselbe beruht in der Ueberkreuzung der Nerven bei der Supinationsstellung. Betrachten wir zunächst, wie sich dabei die Nerven zu einander lagern. Die vordersten laufen am meisten dorsal, Nerv IV bleibt am meisten ventral, Nerv III hält die Mitte. Dies deutet uns schon an, wie die Ueberkreuzung aufzuheben geht. Wir wissen aus den früheren Betrachtungen über die äusseren Verhältnisse der Flosse, dass die Supinationsstellung die allerwenigst natürliche ist, welche herbeigeführt werden kann, und dass dies bei Erhaltung aller Theile kaum möglich ist. Gleichen wir also diese künstliche Stellung aus und denken wir uns die Nervi pterygiales bei der natürlichen oder Ruhelage der Flosse, so kommen wir zu einem ausserordentlich einfachen Gesetz der Nervenvertheilung. Je weiter dorsal ein Theil der Flosse liegt, von desto weiter cranial entspringenden Nerven wird er versorgt.

Wir haben jetzt auch zugleich einen Anhaltspunkt gewonnen, um eine rationelle Nomenklatur der Flossennerven einzuführen. Wir wollen sie bezeichnen als Nervus propterygialis (*προ*) (Nervus pteryg. I + II), Nervus mesopterygialis (*μσο*) (Nervus pterygialis III), Nervus metapterygialis (*μτα*) (Nervus pterygialis IV).

Nervus propterygialis (*προ*).

Derselbe bildet sich unweit der Extremität aus seinen Komponenten (Fig. 11). Letztere geben aber auch vorher Aeste (1) in die ventrale Rumpfmuskulatur ab. Diese Eigenthümlichkeit theilen sie mit den anderen Flossennerven. Von diesen Aesten ist jedoch einer der N. 3. bemerkenswerth, weil er sehr lang sich in weit cranial gelegene Regionen erstreckt. Er konnte bis in die vordersten Theile der Rumpfmuskulutur verfolgt werden, welche zwischen Perikard und Clavicula gelegen ist. Für unsere Zwecke hat dieser Nerv keine weitere Bedeutung, aber für andere Fragen dürfte es sich um ein nicht unwichtiges Verhalten handeln.

Schon vor der Vereinigung, dann wiederum gerade aus dieser gehen kleinere Zweige (2) in den M. zonopropterygialis medialis ab. Dann geht der ziemlich starke Stamm in die Tiefe und gelangt zwischen Schultergelenkkopf und den Mm. zonopropterygiales zum Propterygium hin. Hierbei durchsetzt er zum Theil die innersten Partien dieser Muskeln, und versorgt M. zonopropterygialis und zonoseptalis (Fig. 12). Die makroskopische Untersuchung dieser Verhältnisse lässt sich vervollständigen durch das Studium der Schnittserien von Calamoichthys. Hier trifft man auf den Flachschnitten der ganzen Flosse den Nerv im Querschnitt etwa im Niveau der Basis des Schultergelenkkopfes (Taf. IV, Fig. 14. 15. 16. 17). Einige Muskelzüge bleiben zwischen dem Skelet und den Nerven. Hier lässt sich auch etwas konstatiren, worüber makroskopisch keine volle Sicherheit gewonnen werden konnte, nämlich dass der Nerv einen zarten Ast zur Kapsel des Schultergelenkes entsendet (6) (Fig. 12. 17). — So erreicht der Nerv die proximale Epiphyse des Propterygiums, um sich hier zu theilen in einen Ramus medialis (*m*) und einen Ramus lateralis (*l*). (Fig. 12. 13).

Der Ramus medialis (*m*) schlägt sich bogenförmig um das proximale Ende (Fig. 17) des Propterygiums zur medialen Fläche. Auch mikroskopisch lässt sich das ausgezeichnet verfolgen. Er versorgt nun die mediale Flossenmuskulatur gemeinsam mit den Ramus medialis des N. mesopterygialis.

Das Schicksal beider wird nun ein gemeinsames. Ihre Zweige legen sich zum Theil dicht an einander. Makroskopisch glaubte ich überall eine Trennung derart feststellen zu können, dass von einer „Ansabildung" oder auch „Plexusbildung" nicht gesprochen werden könnte. Mikroskopisch jedoch sieht die Sachlage anders aus. An dem jungen Objekt, von welchem die eine Schnittserie angefertigt wurde (Fig. 17), treten die Nerven überaus deutlich hervor und besitzen beträchtliche Dimensionen. Da erkennt man, dass die Aneinanderlagerung doch eine recht innige ist, und dass man wohl das Recht hat, von einer peripheren Verbindung der Nerven zu sprechen. — Makroskopisch lässt sich der Antheil der beiden Nerven so abgrenzen, dass der Ast des N. propterygialis den dorsalen, der des N. mesopterygialis den ventralen Theil des Flexor superficialis und profundus versorgt (Fig. 13). Die Vertheilung geschieht in einer ganz typischen Weise. Die Hauptäste verlaufen in der Zone zwischen dem tiefen und dem oberflächlichen Extensor, und von da aus verbreiten sich die kleineren Zweige nach der Oberfläche und nach der Tiefe (Rami superficiales, rami profundi) (*sup. prof.*). Die reiche Verzweigung der kleinsten Nervenäste zwischen den Muskelzügen des tiefen Flexor lässt sich mikroskopisch leicht feststellen.

Der Ramus lateralis (*l*) geht in ziemlicher Stärke über den proximalen Theil des Propterygium fort zu den Extensoren (Fig. 12, 16). Hier vereinigt er sich (wie das mikroskopische Bild lehrt) in ähnlicher Weise wie dies bei den Flexoren der Fall ist mit dem entsprechenden Ast des Nervus mesopterygialis. Auch hier geschieht die Hauptverbreitung zwischen der oberflächlichen und tiefen Schicht zu diesen hin. (Rami superficiales et profundi). Zum tiefen Extensor tritt ein besonders starker, bogenförmig verlaufender Ast. (Fig. 16).

Nervus mesopterygialis ($\mu\sigma o$).

Dieser allein dem dritten Pterygial- und zweiten Spinalnerv entsprechende Stamm bleibt ohne Anastomose und tritt in geradem Verlauf (Fig. 11) zur Gliedmasse. Dabei läuft er ventral vom Lig. cleithrovertrebrale, sowie vom N. propterygialis und von der Arteria pterygialis. Vor seiner unweit des Coracoids liegenden Theilungsstelle entsendet er einige kleinere Aeste in die ventrale Rumpfmuskulatur, von denen einer wieder auffällt durch den langen kranial gerichteten Verlauf (4), wodurch er dem oben geschilderten Ast des N. propterygialis gleicht, dem er auch parallel verläuft und in dessen Nachbarschaft er sich in der Muskulatur verliert.

Der Stamm theilt sich in einen Ramus medialis (*m*) und einen R. lateralis (*l*), die beide gleich stark sind.

Der Ramus medialis läuft ganz gerade in der Fortsetzung des Stammes zum Flexor (Fig. 11). Nachdem er einen Ast zur metapterygialen Portion des Flexor superficialis abgegeben hat, senkt er sich unweit des medialen Flossenseptums in die Tiefe. Den oberflächlichen Flexor durchbohrend, gelangt er zwischen diesem und dem tiefen in das Niveau des R. medialis vom N. propterygialis, mit dem er in der oben beschriebenen Weise sich vereinigend die Versorgung der Flexoren vermittelst seiner Rami superficiales und profundi übernimmt (Fig. 13, Fig. 17).

Der Ramus lateralis zieht zum Foramen coracoideum (Fig. 11). Hier trifft er mit der Arteria pterygialis zusammen, auf deren ventraler (resp. medialer) Seite er den Kanal passirt. Da er so über das Coracoid gelangt, so möchte ich ihm die Bezeichnung des N. supracoracoideus beilegen. Er versorgt (mit dem N. pteryg. I gemeinsam) den Zonoseptalis und geht dann in leichtem Bogen über die proximale Epiphyse des Metapterygium fort zur Streckmuskulatur. Ein besonderer Ast konnte zum M. glenopterygialis verfolgt werden, während die anderen Zweige sich mit dem lateralen Aste des N. propterygialis vereinigen zur Versorgung der Extensoren, des M. septoactinalis, mesopterygioactinalis und Extensor profundus (Fig. 12).

Nervus metapterygialis ($\pi\tau\alpha$).

Dieser vierte Pterygialnerv entspricht dem dritten Spinalnerv und läuft ohne Anastomosen ventral von allen anderen Nerven zu seinem Ziel, dem Sulcus metapterygialis (Fig. 11). An seiner Stelle lässt POLLARD zwei Nerven verlaufen, was ich nicht bestätigen kann. Dies ist die Hauptdifferenz zwischen unseren Angaben. Schon vor dem Uebertritt zur Extremität giebt der Nerv mehrere Aeste zur Rumpfmuskulatur ab, namentlich zu den unter dem Coracoid gelegenen Muskelmassen. Sein Ende theilt sich im Sulcus metapterygialis in einen R. lateralis (*l.*) und einen R. medialis (*m.*). Der letztere verliert sich im Flexor superficialis, speziell in der metapterygialen Portion desselben, der andere ist der Nerv des „Depressor", wie POLLARD ganz richtig erkannt hat, d. i. meines M. coracometapterygialis.

Periphere Verbindungen dieser Nerven mit anderen konnte ich nicht auffinden.

Zusammenfassung.

Die über die Nerven gewonnenen Erfahrungen zeigen uns für das Crossopterygium ausserordentlich einfache Verhältnisse, deren primitiver Charakter von vornherein einleuchtet. Wir werden im nächsten Kapitel darauf zurückkommen. Die Hauptpunkte, welche für die Crossopterygier charakteristisch sind, beruhen in Folgendem: Zunächst ist wichtig die geringe Zahl der die Gliedmasse versorgenden Nerven (vier). Ferner müssen wir beachten, dass es sich um sehr weit cranial liegende Nerven handelt. Die mangelnde Verbindungsweise derselben ist ein weiterer Punkt, der sehr wichtig ist; ebenso wichtig sind aber auch die Andeutungen und Anfänge von Plexus- und Ansa-Bildungen, da sie uns den Weg zeigen, auf dem solche Verbindungen bei höheren Wirbelthieren sich herangebildet haben konnten. Zweierlei Arten von Verbindungen müssen wir unterscheiden. Zunächst mehr centrale, ferner periphere; von den ersteren haben wir eine einzige zu verzeichnen, die zwischen erstem und zweiten Pterygialnerv. Periphere Verbindungen begegneten uns zwischen N. propterygialis und mesopterygialis. Am meisten isolirt erscheint der N. metapterygialis. Darin offenbart sich eine eigenthümliche Folge von cranialer in caudaler Richtung, indem der letzteren entsprechend die Nervenverbindung mehr und mehr zurücktritt.

Für das Fehlen eines ächten Plexus ist es ferner wichtig, dass wir keine typischen Streck- und Beugenerven haben, sondern dass jeder Pterygialnerv diese Eigenschaften in sich vereinigt, indem er sich weit distal in einen Ramus medialis und lateralis theilt. Fügen wir hinzu, dass diese sich in gleichmässiger Weise in oberflächliche und tiefe Aeste spalten, so haben wir alle Besonderheiten dieser Flossennerven aufgezählt. Auffallen muss endlich, dass die Dreitheilung des Skelets sich auch im Verhalten der Nerven wiederspiegelt.

Im Ganzen kann man wohl sagen, dass uns hier Zustände von wahrhaft klassischer Einfachheit begegnen, deren hohe Bedeutung wir in den folgenden Kapiteln würdigen wollen.

Schema der Nerven des Crossopterygium und ihre Beziehungen zu den Muskeln.

N. pteryg. I. R. anterior M. zonopropteryg. Rumpfmuskulatur	N. propterygialis M. zonoseptalis Schultergelenk-Ast	R. lateralis	rr. superficiales. Extensor superficialis.
			rr. profundi. Extensor profundus.
N. pteryg. II. M. zonopropteryg. Rumpfmuskulatur		R. medialis.	rr. superficiales. Flexor superf.
			rr. profundi. Flexor prof.

N. pteryg. III. = N. mesopterygialis. Rumpfmuskulatur.	R. anterior.	R. lateralis (N. supracoracoidens) M. zonoseptalis	rr. superficiales. Extensor superfic.
			rr. profundi. Extensor prof.
		R. medialis	rr. superficiales. Flexor superfic.
			rr. profundi. Flexor prof.
N. pteryg. IV. = N. metapterygialis		R. lateralis.	M. coracometapterygialis.
		R. medialis.	Portio metapterygialis des Flexor superficialis.

Ueber die Blutgefässe des Crossopterygium konnte ich leider an meinem Material keinen genügenden Aufschluss gewinnen, da mir kein injizirtes Objekt zur Verfügung stand. Dieser Punkt ist jedoch nicht von fundamentaler Bedeutung für die morphologischen Betrachtungen der folgenden Kapitel. Wenn Skelet, Muskeln und Nerven genügend gewürdigt sind und zur Aufstellung gewisser Beziehungen gedient haben, so werden die Gefässe sich dem Gesammtbild fügen. In dieser Hinsicht scheint mir auch das thatsächlich Ermittelte sich den Erwartungen zu fügen. Der Hauptstamm der Arteria pterygialis tritt über den proximalen Theil des Metapterygium fort zur medialen Fläche (Fig. 17). Diese Arterie wird von einer grossen Vene begleitet, welche weiter distal liegt. Ein kleinerer Zweig tritt zur lateralen Fläche. Die Hauptgefässe laufen annähernd in der als Axe ermittelten Linie und entsenden zahlreiche Aeste in die Flexoren-Masse hinein, welche in ihrer Richtung dem Faserverlauf derselben folgen.

Andere Aeste treten durch die Foramina mesopterygii zur lateralen Fläche. Wir können die betreffenden Arterien passend, als Art. perforantes bezeichnen. Sie vertheilen sich in ähnlicher Weise in der Extensorenmasse, wie die entsprechenden Gefässe an der medialen Seite in den Flexoren.

Ferner ist ein grosses arterielles und desgleichen venöses bogenförmiges Gefäss vorhanden, welches auf der Innenseite genau der Flossenbogenlinie entsprechend verläuft und welches mit Gefässen des propterygialen Gebietes zusammenzuhängen scheint. Die näheren Beziehungen dieses Arcus pterygialis konnte ich nicht ergründen. Vielleicht wird es mir später möglich sein, diese sehr lückenhafte Notiz über die Gefässe des Crossopterygium auszufüllen.

II. Crossopterygium und Archipterygium.

Nachdem wir die Anatomie der Crossopterygier-Brustflosse einer gründlichen Bearbeitung unterworfen haben, erwächst uns die Aufgabe, dieselbe mit anderen Fischflossen zu vergleichen, um ihre Phylogenese aufzudecken. Diese Aufgabe wird

als gelöst gelten können, wenn es gelungen sein wird, das Ausgangsstadium nachzuweisen, den Urzustand, von welchem aus das Crossopterygium gemeinsam mit anderen Fischflossen sich entwickelt hat und die Veränderungen anzugeben, durch welche das Crossopterygium seine Eigenthümlichkeiten erlangt hat.

Solche Vergleichungen wurden bisher fast gänzlich auf das Skelet beschränkt, und soweit dieses in Betracht kommt, finden wir in der Litteratur gute Vorarbeit. Vor allem ist durch GEGENBAUR's neueste Publikation hier ein so trefflicher Boden geschaffen worden, dass einem rascheren Fortschreiten die Bahn geebnet ist. Schwieriger steht es mit den Weichtheilen. Hier fehlt es noch fast gänzlich an durchgreifenden Untersuchungen der Muskulatur und Nerven der Brustflossen bei Selachiern, Dipnoern und Ganoiden. Hier kann vorläufig die Aufgabe, die Vergleichung des Crossopterygierbefundes bis in alle Einzelheiten mit dem der genannten Fischgruppen durchzuführen, nicht völlig gelöst werden. Dies wird unter Benutzung eines reicheren Ceratodus-Materials geschehen können, und es sollen daher die hierüber von anderer Seite her in Aussicht stehenden Untersuchungen abgewartet werden, bis dies Gebiet mit Erfolg und in grösserem Maassstab bearbeitet wird.

Es wird sich zeigen, dass durch Gründe, welche in den Thatsachen selbst liegen, der scheinbar grosse Mangel, welcher durch die fehlenden Vorarbeiten nahe gelegt ist, sich beim Anschluss des Crossopterygiums an niedere Zustände sich nicht so bemerkbar macht, als man a priori erwarten sollte.

Was nun das Skelet betrifft, auf welches wir in erster Linie angewiesen sind, so bin ich durch meine Untersuchungen vollständig zu denjenigen Anschauungen gelangt, welche GEGENBAUR neuerdings vertreten hat, ja ich glaube, in einigen Punkten seine Auffassung noch weiter stützen zu können durch manche, im vorigen Kapitel aufgedeckte Thatsachen.

In der Litteratur treten uns zwei verschiedene Auffassungen der Phylogenese des Crossopterygiums entgegen. Beide rühren von GEGENBAUR her.

Die ältere Auffassung wurde von ihm bei seinen Untersuchungen über die Brustflosse ausgesprochen und auf Grund derselben die Bezeichnungen eingeführt, welche sich bis heute erhalten haben. GEGENBAUR verglich die drei Hauptstücke des Polypterus-Flossenskelets mit den von ihm bei Selachiern als Pro-, Meso- und Metapterygium genannten Theilen. Diese Vergleichungsweise hat viele Anhänger gefunden und noch jetzt, nachdem sie von ihrem Urheber verlassen ist, findet sie sich bei manchen Autoren.

In seiner ersten Publikation über das Gliedmaassenskelet schliesst sich EMERY an die ältere GEGENBAUR'sche Deutung an; aber auch in seiner neuesten steht er noch vollständig auf demselben Boden, wahrscheinlich weil ihm bei der Abfassung derselben GEGENBAUR's neuere Arbeit noch nicht bekannt war. Die weiteren Ausführungen EMERY's über die Vergleichung der Polypterus-Flosse mit der anderer Fische betreffen namentlich die Homologie des Beckens.

Die uns hier spezieller interessirenden Punkte der Phylogenese der einzelnen Flossentheile werden an der Selachierflosse dargelegt, jedoch ohne Beziehung auf die Polypterus-Flosse.

Soweit ich ihn richtig verstehe, leitet EMERY das ganze Knorpelskelet von einem „Basale" her, einem länglichen Knorpelstück, von dem aus sich Strahlen in den freien Theil der Flosse hinein entwickelten, wie das MOLLIER ontogenetisch nachgewiesen hat. Den theoretischen Folgerungen dieses Autors stimmt EMERY nicht bei.

Zu einem näheren Eingehen auf EMERY's Schilderung liegt hier kein Grund vor, da für die Auffassung des Crossopterygiums sich nichts Neues daraus ergiebt, und die von EMERY behandelten Fragen, die ganze Phylogenese der Flosse und des Beckens betreffend hier nicht in Betracht zu ziehen sind.

Eine Fortführung der älteren GEGENBAUR'schen Ansicht finde ich auch bei POLLARD. Er bildet das Brustflossenskelet des Polypterus neben dem von Chlamodoselachus nach GARMAN's Schilderung ab und führt die Vergleichung der einzelnen Skeletstücke in konsequenter Weise durch.

Zweifel an der Richtigkeit seiner früheren Auffassung waren bei GEGENBAUR schon im Jahre 1873 aufgetaucht in jener bekannten Abhandlung, welche zum ersten Male das neu entdeckte Flossenskelet des Ceratodus für die Archipterygiumtheorie verwerthete.

Bekanntlich hatte GEGENBAUR einige Jahre vorher den Begriff des Urflossenskelets, des Archipterygium auf seine an der Hinterextremität der Selachier angestellte Beobachtung begründet und war dadurch zur Aufstellung eines uniserialen Archipterygiums gelangt. Durch die Auffindung der Ceratodusgliedmaasse erfuhr GEGENBAUR's Theorie nicht nur eine überaus glänzende Bestätigung, sondern auch eine unerwartete Bereicherung. GEGENBAUR erkannte sofort, dass hier ein uralter Zustand vorliege und dass an die Stelle des uniseralen das biseriale Archipterygium gesetzt werden müsse. Von diesem neuen Standpunkt aus klärten sich leicht gewisse bei Selachiern schon früher erkannte Thatsachen auf; es wurden die Reste medialer Strahlen am Stamm der Flosse gefunden, oder vielmehr die schon früher gefundenen wurden nun in ihrer wahren Bedeutung erkannt; werthvolle Ergänzung erfuhr diese Seite der Frage später durch BUNGE. In einer ganz ausgezeichneten Weise wurde sodann durch die fossilen Befunde die Richtigkeit der neuen Beurtheilung der Selachierflosse bestätigt. Das Brustflossenskelet von Pleuracanthus und Xenacanthus, wie es FRITSCH beschrieben hat, zeigt in schönster Weise die allmähliche Reduktion der medialen Flossenstrahlen und vermittelt die Zustände der Dipnoer und Selachier.

Dazu kamen die fossilen Funde bei Crossopterygiern, welche in ihren alten Vertretern eine längere schmalere Brustflosse zeigen und durch die Anordnung ihres Dermalskelets ein ähnliches Knorpelskelet vermuthen lassen, wie es jetzt noch Ceratodus zeigt.

So musste denn die schon 73 geäusserte Vermuthung, es könne vielleicht „das Brustflossenskelet von Polypterus von einem gefiederten Archipterygium abgeleitet werden", wobei der Flossenstamm durch die mittlere knorpelige Platte und ihr einst

biserial besetzter Rand durch den „hinten im Bogen geschweiften Rand" repräsentirt würde — allmählich die Oberhand gewinnen.

In seiner neuesten Publikation über dieses Thema — eben jener, welche wie ich in der Einleitung erwähnte, mir den Anstoss zu der vorliegenden Arbeit gab, führt GEGENBAUR den neuen Ideengang vollständig durch und reiht das Archipterygium des Polypterus und Calamoichthys den anderen bisher bekannt gewordenen Formen dieser primitiven Skeletform ein.

Indem wir GEGENBAUR's Auffassung folgen und zugleich die eignen, dieselbe zum Theil in schönster Weise bestätigenden Wahrnehmungen verwerthen, wollen wir in grossen Zügen den phylogenetischen Entwickelungsgang des „Crosso-Archipterygiums" entwerfen.

Die Rechtfertigung einer solchen Ausdrucksweise dürfte nahe liegen. Da wir das Archipterygium in verschiedenen Fischgruppen sich eigenartig entfalten sehen, so scheint es mir berechtigt, von einem Dipno-Archipterygium, Selachio-Archipterygium, Crosso-Archipterygium und Amio-Archipterygium zu sprechen, wobei die verschiedenen phylogenetischen Stadien durch primär und sekundär unterschieden werden können.

Das primäre Crosso-Archipterygium.

Bei den fossilen Vertretern der Crossopterygier, die wir im Anschluss an ZITTEL, jedoch mit einer unserem Zweck entsprechenden Aenderung der Reihenfolge als Phaneropleurinen, Cyclodipterinen, Rhombodipterinen und Coelacanthinen unterscheiden, tritt uns die Brustflosse in einer mannigfaltigen Erscheinungsform entgegen. Wenn uns auch nichts erhalten ist als die äussere Form und das Dermalskelet, so können wir doch, wie das GEGENBAUR in vorzüglicher Weise durchgeführt hat, Rückschlüsse ziehen aus den erhaltenen Theilen auf solche, die nicht konservirt wurden.

„Da wir sonst überall das dermale Flossenskelet durch die Vermittelung von Radien des primären Flossenskelets dem letzteren angefügt sehen", so dürfen wir aus der Anordnung der knöchernen Strahlen des Dermaltheils auf die Beschaffenheit der Actinalien — um meiner Nomenklatur mich zu bedienen — schliessen. Wir können aber noch weiter gehen. Durch das genaue Studium des recenten Objektes sind wir in die Lage versetzt, auch über andere im Myaltheil gelegene Bildungen wenigstens Vermuthungen zu äussern. Nicht nur für das Skelet gilt dies, bezüglich dessen ein biserialer Actinalienbesatz ein entsprechend geformtes Mesopterygium voraussetzt, sondern auch für die Muskulatur. Nehmen wir den gegenwärtigen Bestand und denken wir uns in ihm rückläufig die Veränderungen des Skelets sich vollziehend, so werden wir angeben können, wie etwa die Muskulatur im ältesten Stadium beschaffen gewesen sein mag. Da aber die Muskulatur wieder mit den Nerven in bestimmten Beziehungen steht, so wird der Spielraum bezüglich deren Beschaffenheit auch kein allzuweiter sein. Die Vergleichung mit anderen Archipterygium-Arten liefert eine treffliche Stütze für die Rekonstruktion des Urzustandes. Gerade die Ver-

schiedenheiten vom Dipno- und Selachio-Archipterygium verdienen dabei betont zu werden.

Als Ausgangsstadium wird eine jener langen schmalen Flossenformen zu betrachten sein, wie sie uns z. B. die Phaneropleurinen darbieten.

Wir haben ein Recht, diese langen Formen als die primitiven zu betrachten, weil wir überall in den älteren Zuständen auf dieselben hingewiesen werden und von dort aus durch Verkürzung die recente Gestalt hervorgehen sehen, nicht umgekehrt. HOWES neigt zu der Annahme, dass die recente Form der Crossopterygierflosse einen primitiven Zustand darstelle, ein Punkt, in welchem ich ihm nicht beistimmen kann.

Was die Lage betrifft, so ist ein bedeutender Unterschied vom recenten Befund nicht zu erkennen; der unmittelbare Anschluss an die Kiemenregion zeichnet auch den ältesten Zustand aus.

Die Form der Flosse erscheint als die eines abgeplatteten Stabes, an welchem wir einen Myal- und einen Dermaltheil unterscheiden können.

Der erstere wird vom letzteren fast vollständig umsäumt. Die Grenze beider, die Flossenbogenlinie besteht aus einem dorsalen und einem ventralen Schenkel, welche distal in spitzem Winkel in einander übergehen. Eine Flossenspitze ist äusserst scharf an beiden Theilen der Flosse markirt. Wir werden als Ruhelage eine solche zu betrachten haben, wie wir sie in übereinstimmender Weise an den Fossilen finden. Die Flossenlängsaxe war leicht schräg caudal und ventral gerichtet. Wir können eine laterale und eine mediale Fläche, einen dorsalen und einen ventralen Rand unterscheiden.

Die Ursprungslinie der Flosse vom Rumpf war sehr kurz und lief wohl schräg von dorsal und caudal nach ventral und cranial.

Geringe Verschiedenheiten sind am dorsalen und ventralen Rand angedeutet, indem am letzteren nur die dorsalen Skeletstrahlen etwas länger zu sein scheinen.

In dem ganzen geschilderten Habitus finden wir die trefflichste Uebereinstimmung zwischen den Crossopterygiern und den Dipnoern, namentlich wenn wir die Ctenodipterinen mit heranziehen. Bei Ceratodus findet sich die geringe Abweichung, dass der basale Theil der Flosse den dermalen Besatz vermissen lässt und dass sich Besonderheiten des ventralen Randes ausprägen (s. u.).

Ueber das muthmaassliche Skelet dieser Urform hat GEGENBAUR sich in vollständig erschöpfender Weise geäussert. Wo Dermal-Skelet, dort Knorpelstrahlen, wo Knorpelstrahlen, da eine Axe. So gelangen wir zum reinsten Schema des biserialen Archipterygium: Ein langer schmaler Knorpelstab trug in ganzer Länge auf beiden Rändern relativ kurze Radien, welche sich jedenfalls (nach Ceratodus zu urtheilen) ziemlich weit in den Dermaltheil hinein erstreckten.

Bezüglich ihrer Genese dürfte wohl das wenige, was wir über Ceratodus wissen, Geltung haben (SEMON): Der axiale Knorpelstab ist ontogenetisch das älteste,

er liess durch sekundäre Sprossungsvorgänge die Actinalien hervorgehen. Wie sich aber phylogenetisch diese Dinge vollzogen haben, wollen wir nicht erörtern. Diese Frage gehört in das Gebiet der Ableitung der Extremität von anderen Organen, und auf diese soll hier nicht eingegangen werden.

Ob die knorpelige Axe gegliedert war, ist schwer zu sagen, ich möchte es aber mit Rücksicht auf Ceratodus für äusserst wahrscheinlich halten.

Die Muskulatur dieser Flosse muss eine äusserst primitive gewesen sein. Da die Endpunkte der Muskelfasern im Dermalskelet gegeben sind, so werden wir sie uns als Muskelmasse zu denken haben, welche der Längsaxe der Flosse entsprechend sich anordneten, nach den Rändern aber in der Richtung der Dermalstrahlen divergiren mussten. Wir haben nach dem recenten Befund volles Recht, auch für den Urzustand eine Sonderung in die laterale und mediale Flossenmuskulatur anzunehmen. Beide dürften sich einander gleichartig verhalten haben (vgl. die Untersuchungen DAVIDOFF's über die Muskulatur von Ceratodus).

Eine Vervollständigung und Bestätigung dieses Bildes werden uns durch Ceratodus geboten, denn auch hier sehen wir die entsprechende Scheidung der Muskulatur in einen Musculus pterygialis communis lateralis und medialis durchgeführt. Es tritt uns aber noch eine Besonderheit an diesem Objekt entgegen, dessen Bedeutung für die Crossopterygier nicht verkannt werden kann. Ich meine die Ausprägung einer Sonderung der Muskulatur in einzelne Folgestücke. Zwei Erwägungen bestärken mich in der Annahme, dass diese Eigenthümlichkeit in den Urzustand aufzunehmen ist. Einmal die grosse Aehnlichkeit des Flossen-Habitus, welche ähnliche mechanische Bedingungen für die Gliedmaasse eines Phaneropleuren oder Holoptychius, wie für Ceratodus voraussetzt. Ich betrachte also in Uebereinstimmung mit DAVIDOFF die Ausprägung solcher Inscriptiones tendineae als einen mechanisch erklärlichen Folgezustand der regelmässigen, in Anpassung an die gegliederte Axe sich vollziehenden Flossenbewegungen. Ferner geben mir verschiedene Vorkommnisse am recenten Material einen Anhaltspunkt, ich meine das Auftreten der Flossensepta, welche für die Anordnung der Muskulatur wichtig sind und deren Herkunft durch die Annahme alter Inskriptionen leicht verständlich würde.

Dies gilt auch von den Nerven, soweit deren Zustände bekannt geworden sind. Mir stand für die Brustflosse kein genügendes Material zu Gebote.

Wenn auch in der ganzen Anordnung der Muskulatur bei Ceratodus sich ziemlich primitive Zustände ausprägen, so sind doch im Einzelnen manche Komplikationen eingetreten. Aus diesem Grunde ist Ceratodus nur in beschränkter Weise für die Rekonstruktion der Urform zu verwerthen.

Die Mittheilungen DAVIDOFF's über die Beckenflosse zeigen recht bedeutende Komplikationen, gegen welche die Befunde der recenten Crossopterygier sich als sehr primitive ergeben. Aus diesem Grunde dürfen wir wohl annehmen, dass sie als eine ziemlich treue Fortführung alter Zustände aufzufassen sind.

In der geringen Anzahl ihrer Extremitäten-Nerven stimmen die lebenden Crossopterygier überein mit anderen weit abliegenden Gruppen, und daher wird ihnen eine primitivere Stellung zuzuweisen sein, als etwa den Selachiern, wo ja viele Nerven zur Gliedmaasse treten. Bezüglich der Verhältnisse der letzteren verweise ich auf die sorgfältigen Angaben von H. BRAUS. In diesen komplizirten Nervenverhältnissen dürften die Selachier mehr mit Dipnoern übereinstimmen.

Ich nehme also für den Urzustand ein ähnliches Verhalten der Nerven an, wie beim Polypterus, nur mit den nothwendigen Aenderungen der Lagebeziehung. Entsprechend der schmalen Form der Flosse, werden die Nervenstämme einander näher gelegen haben beim Uebertritt zur Flosse als jetzt; aber ihre Sonderung in dorsale und mediale Zweige dürfte wohl einen ganz alten Zustand repräsentiren, sowie ihre Verbreitung im mittleren Niveau der Muskelmasse, welche wohl noch kaum eine Sonderung in oberflächliche und tiefe Schichten gezeigt haben werden.

Phylogenese des sekundären Crosso-Archipterygium.

Der Umwandlungsprozess, welcher aus der oben geschilderten Urform das recente Crossopterygium hervorgehen liess, ist für die äussere Beschaffenheit der Flosse uns in mehreren Etappen erhalten geblieben. An die Phaneropleurinen schliessen sich die Cyclodipterinen an, unter welchen Glyptolepis bereits eine etwas verkürzte Flosse zeigt, und hieran reihen sich die Rhombodipterinen. Osteolepis besitzt eine bedeutend kürzere Flosse als die anderen. Die Stellung derselben ist auch anders geworden. Indem sie mit dem distalen Ende mehr angehoben erscheint, die Flossenlängsaxe mehr der des Körpers sich nähert, werden Zustände angebahnt, wie sie uns im früheren Stadium des Calamoichthys begegnet sind. Auch scheint mir bei Osteolepis nicht mehr der ganze Flossenstamm mit Dermalstrahlen besetzt gewesen zu sein, doch ist dies wegen der Ueberlagerung der Flosse durch Operkulartheile schwer zu sagen; soviel aber ist sicher, dass der Dermaltheil relativ viel bedeutendere Dimensionen aufweist, als bei den bisher betrachteten Crossopterygiern. Von diesen vermittelt Osteolepis den Uebergang zu den Coelaeanthinen. Auf die Aehnlichkeit der Undina-Flosse mit derjenigen der recenten Crossopterygier hat GEGENBAUR bereits hingewiesen. Bei Undina penicillata scheint übrigens die Brustflosse bedeutend weiter caudal gerückt zu sein, als bei allen anderen Crossopterygiern, selbst als bei den Polypterinen.

Die Längsaxe steht schräg caudal und ventral gerichtet. Die Flosse ist bedeutend verkürzt, mir scheint fast mehr als bei den Polypterinen. Der Dermaltheil ist sehr mächtig, mächtiger fast als bei den modernen Formen. Eine etwas halbkreisförmige Flossenbogenlinie sondert ihn vom nicht sehr grossen Myaltheil. In der leicht fächerförmigen Anordnung des Dermaltheils wird an junge Calamoichthysstadien erinnert. Dorsale und ventrale Theile des Dermalskelets differiren, dorsal sind kleinere Knochenstrahlen entwickelt, als ventral. Gleiches lässt sich auch bei

den recenten Formen nachweisen. Man sieht, dass Undina in einigen Punkten noch über die lebenden Formen hinausgeht. Jedenfalls haben wir eine ziemlich vollständige Reihe, als deren einen Endpunkt wir die jetzt lebenden Vertreter betrachten dürfen.

Die Eigenthümlichkeiten der Form und Stellung des Crossopterygiums sind durch die Vorfahrenzustände erklärt. Die Lagerung der Flächen als laterale und mediale ist eine uralte Einrichtung. Ich kann somit POLLARD nicht beistimmen, wenn er die laterale Fläche als die eigentlich ventrale und die mediale als eigentlich dorsale betrachtet.

Von der ursprünglichen Anordnung von Myal- und Dermaltheil, dem Einragen des ersten in letzteren erhält sich noch bei jungen Calamoichthys ein Rest. Die Richtung der Flossenlängsaxe ist allmählich am Körper angehoben worden, daher bietet der jüngste Calamoichthys darin einen primitiven Befund dar. Die Flossenbogenlinie ist aus der Vereinigung eines dorsalen und ventralen Randes entstanden.

Ihre distale Spitze, wie diejenige des Dermaltheils deuten nur noch an, wo einst die Hauptausdehnung der Flosse stattgefunden hat.

Einige Punkte der äusseren Form des Crossopterygiums bleiben durch die Phylogenese unerklärt. Ich meine die vom jüngsten Calamoichthys (Textfigur 1) angegebenen Eigenthümlichkeiten der Flossenplatte und der Ränder. Hier liegt offenbar eine Entwickelungsrichtung vor, die in anderem Sinne erklärt werden muss und wir werden sehen, wie dies geschehen kann (s. u.).

Wir kommen nun zum Skelet und für dieses sind wir wesentlich auf vergleichend-anatomische Betrachtungen des recenten Materials angewiesen. Wenn wir uns auch in dieser Richtung ganz an GEGENBAUR anschliessen können, so müssen wir doch die Hauptpunkte beschreiben.

Vom biserial mit Knorpelstrahlen besetzten Zustand eines Knorpelstammes aus müssen sich folgende Veränderungen vollzogen haben: Der axiale Stab muss sich verkürzt haben mit Rücksicht auf seine Längsaxe und muss sich in senkrechter Richtung dazu verbreitert haben. So wurde aus dem Knorpelstab die mittlere Knorpelplatte, das Mesopterygium. Dabei dürften eventuell vorhandene Gliederungen geschwunden oder undeutlich geworden sein.

Aus den Befunden am recenten Material schliesse ich, dass die Verbreiterung der Stammplatte wesentlich in dorsaler Richtung erfolgt ist. Die Besonderheit der Axe konnten wir ja noch an vielen Eigenthümlichkeiten der Flosse nachweisen. Mit dieser Veränderung musste eine Beeinflussung der Radien Hand in Hand gehen. Die dorsalen gewannen den Vorrang über die ventralen, in deren Bereich die Stammplatte sich weniger entfaltete.

In diesem Stadium etwa muss die weitere Veränderung eingetreten sein, welche einen Wendepunkt in der Geschichte des Crossopterygiums bezeichnet. Die beiden am meisten dem Rande der Stammplatte genäherten Radien vergrösserten sich und

wurden mehr und mehr von den übrigen verschieden. Welche Faktoren hierbei thätig waren, ist schwer zu sagen und wird auch von GEGENBAUR nicht erörtert. Im Schlusskapitel werde ich versuchen, eine Hypothese darüber vorzubringen; hier mag

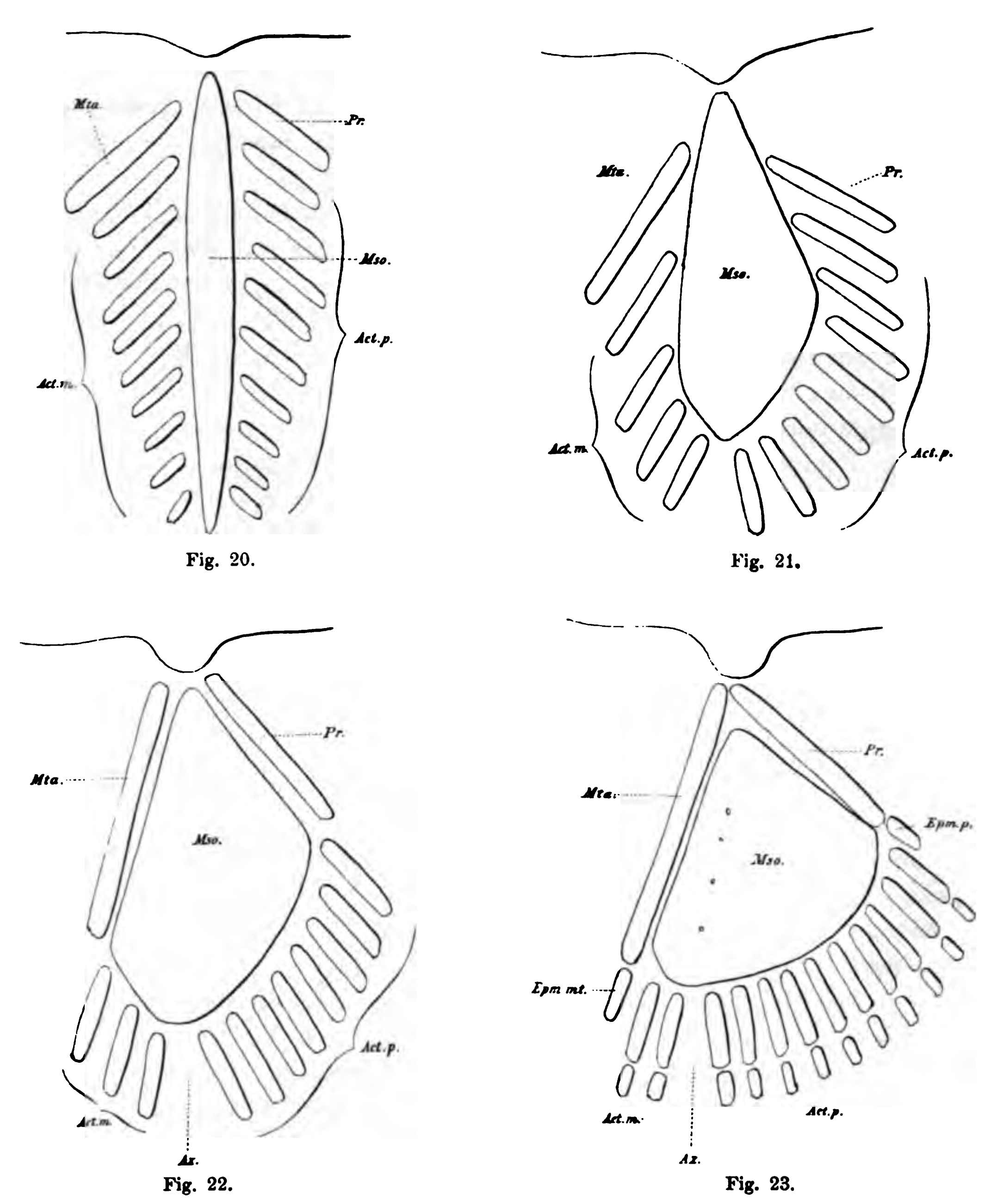


Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23.

Schemata der Ableitung des Crossopterygium vom Archipterygium. Bezeichnungen wie auf den Tafeln.

der Hinweis genügen, dass diese Veränderungen wohl mit dem Uebergriff der Ossifikation auf tiefere Theile zusammenhängen, und dass den Randradien eine grössere Bedeutung als den „Binnenradien", wie sie GEGENBAUR nennt, zu Theil wurde.

An der ganzen Ableitung der Marginalia von den anderen Strahlen, wie sie GEGENBAUR begründet hat, scheint mir nicht gezweifelt werden zu können. Ich habe im deskriptiven Theil die schon von GEGENBAUR beigebrachten Zeugnisse für Beziehungen der Marginalia zu den Actinalien nur bestätigen können, so dass dieser Punkt wohl als gesichert gelten darf. Dass das ventrale Marginale oder Metapterygium zu einer bedeutenderen Länge auswächst als das dorsale oder Propterygium dürfte mit der Nachbarschaft, welches ersteres mit axialen Theilen besitzt, in Zusammenhang stehen.

Fügen wir hinzu, dass diese Marginalien ihre Befestigung am Mesopterygium aufgeben und dieses aus der Verbindung mit dem Schultergürtel abdrängen, mit dem sie selbst nun in Beziehung treten, so haben wir das Stadium des Crossopterygiums erreicht, welches aus den recenten Befunden erschlossen werden konnte, als Ausgangspunkt weiterer Umformungen, welche sich innerhalb der Polypterinen, von Polypterus zu Calamoichthys fortschreitend, vollziehen und bezüglich deren ich auf das vorige Kapitel verweisen kann.

Schwieriger als beim Skelet ist es, sich über die Phylogenese der crossopterygialen Muskulatur zu äussern und dennoch müssen wir dies, wenn auch mit Vorsicht, versuchen.

Es handelt sich darum, den oben geschilderten und dem Ceratodus ähnlichen Urzustand in die vom Polypterus dargestellten Befunde überzuführen. — Wenn wir die Veränderungen des Skelets berücksichtigen, so scheint es mir in der That, dass einige Punkte der Muskulatur sich aufklären. Wir müssen die laterale und die mediale Muskulatur gesondert betrachten. Beide gehen ihre eigenen Wege.

Denken wir uns zunächst den lateralen Flossenmuskel vom Schultergürtel mit ausgedehnter Basis entspringend, so werden seine Züge zur Flosse hin leicht convergiren, um sodann zu den Radien und zum Dermalskelet wiederum leicht zu divergiren, wie man das ja auch bei Ceratodus sehen kann. Diese Anordnung muss mit der Verkürzung der Flosse und des Flossenstammes eine Veränderung erfahren. Die distale Insertionslinie der Muskelfasern wird zur „Flossenbogenlinie“ umgestaltet, und da die Anordnung der Fasern stets der des Dermalskelets entspricht, dessen Strahlen aber annähernd senkrecht auf der Bogenlinie stehen, so wird der distale Theil der Muskulatur eine typisch radiäre Anordnung gewinnen.

Anders sind die Schicksale der mehr proximal gelegenen Muskelmassen. Hier müssen eingreifende Veränderungen sich vollziehen im Zusammenhang mit den hochgradigen Verschiebungen der Skelettheile. Peripher gelegene Theile werden hier nach innen verlagert, indem sie auf einen gemeinsamen Zielpunkt — das Schultergelenk sich richten — die Marginalien. Ursprünglich ganz proximal gelagerte Theile erfahren eine bedeutende Verschiebung in distaler Richtung. Die Rückwirkung dieser Verschiebungen auf die Muskulatur muss eine doppelte sein. Durch die Verlagerung der Marginalien muss im proximalen Theil gleichsam eine Einknickung der ganzen Extremität erzeugt werden, und diese prägt sich schon äusserlich aus in

der Sonderung eines schmäleren Stieltheiles von der Flossenplatte. An der Muskulatur aber macht sie sich geltend durch die scharfe Ausprägung der verschiedenen Verlaufsrichtung proximaler und distaler Muskelmassen — eine Verschiedenheit, die vorher nur leise angedeutet war. Als Grenze zwischen diesen proximalen und distalen Muskelzügen gewinnt eine der schon vorher gegebenen Inscriptiones tendineae erhöhte Bedeutung — wird zum lateralen Flossenseptum. So gelangen wir zum fertigen Zustand der Polypterinen, welcher uns die Einknickung der ganzen Muskulatur deutlich durch die Ausbildungen eines proximalen und eines distalen Theiles der lateralen Flossenmuskulatur zeigt. Im ersteren konvergiren die Faserzüge auf das Septum, im letzteren divergiren sie zur Flossenbogenlinie.

Die andere Wirkung muss die Sonderung einer oberflächlichen und einer tiefen Schicht gewesen sein. Den Factor hierfür möchte ich in der distalen Verschiebung des Mesopterygiums erblicken, welches die ihm zugehörenden Muskelfasern mit sich führte, und sie so von denen, die am Schultergürtel entsprangen, sonderte. —

Die gleiche Betrachtungsweise wird auf die Differenzirung oberflächlicher und tiefer Lagen auf der medialen Fläche der Flosse Anwendung zu finden haben. Viel schwieriger ist das Verständniss der Umwandlungen der oberflächlichen Theile eben dieser Muskulatur.

Die eigenthümliche Ausprägung des metapterygialen Theiles des Flexor könnte vielleicht mit der distalen Verschiebung des betreffenden Marginale in Zusammenhang gebracht werden. Für die anderen Theile wäre die Sachlage am einfachsten, wenn man sich das mediale Flossenseptum als eine alte, sehnige Bildung vorstellen könnte, welche — wie ja noch deutlich zu erkennen ist — längs der Flossenaxe in ganzer Länge derselben entfaltet war und von der aus sämmtliche dorsale Muskelfasern entsprangen. Damit würde aber eine fundamentale Verschiedenheit des Urzustandes von Ceratodus postulirt werden, bei welchem die mediale Muskulatur der lateralen völlig gleicht. Wir können aber den Ceratoduszustand nur sehr mit Vorsicht für die Rekonstruktion des Crossopterygier-Urzustandes gebrauchen und dürfen daher für diesen eine von den Dipnoern verschiedene Anordnung der Muskulatur auf der medialen Fläche der Flosse vermuthen.

Was die Nerven betrifft, so habe ich schon gesagt, dass keine grossen Veränderungen vom Urzustand aus anzunehmen seien. Das einzige wäre die Verbindung des I. und II. Flossennerven und wohl auch die Verlaufsweise. Der starke bogenförmige Verlauf der Nerven an den Rändern der Flosse dürfte mit der Verlagerung der Marginalien in Beziehung zu bringen sein.

Was die Hauptpunkte betrifft, so dürfte das Postulat einer Ableitung des Crossopterygium von einem sehr einfachen Urzustande aus erfüllt sein; um die Eigenart der Polypterinen-Extremität hervorzuheben, wollen wir sie in Kürze vergleichen mit den Differenzirungen, welche das Archipterygium in anderen Abtheilungen der Fische erfahren hat.

Wir können das bisher Geschilderte als den Ausdruck einer Entwickelungsbahn betrachten, welche vom Archipterygium ausgeht. Die anderen von hier aus-

gehenden Bahnen sind von GEGENBAUR tabellarisch gesichtet worden. Sie interessiren uns hier nur als parallele Entwickelungsrichtungen zu denjenigen der Crossopterygier.

Das Verhalten dieser Bahnen zu einander bietet im Einzelnen noch manche der Lösung harrende Frage dar; es sind die Weichtheile noch nicht genügend in die vergleichende Bearbeitung der Flossen der Dipnoer und Selachier aufgenommen worden, namentlich soweit es sich um die Brustflosse handelt. Eine Fortführung der werthvollen DAVIDOFF'schen Beiträge in dieser Richtung wäre sehr erwünscht. Durch diese werden sich auch einige, gerade Ceratodus betreffende Punkte aufklären, die mir noch nicht hinreichend klargestellt erscheinen, wie z. B. die eigenthümlichen Verschiedenheiten in Stellung und Bewegung der Flossen.

DAVIDOFF versucht ganz direkt die Selachierflosse von der der Dipnoer abzuleiten. HOWES ist dem entgegengetreten, und wenn ich auch seine Ansichten in vielen Punkten nicht theilen kann, so möchte ich doch auch das selbstständige Nebeneinander der Bahnen betonen, welche uns vom Urzustand einerseits zu den Dipnoern, andererseits zu den Selachiern führen.

Die Besonderheit der Dipnoer spricht sich schon darin aus, dass bei Protopterus nach PETERS und BUNGE die ventralen (medialen) Radien erhalten bleiben, während es bei den Selachiern die dorsalen (lateralen) sind, welche fast ausschliesslich die Hauptmasse der Flosse bilden. Hierzu dürfte vielleicht Ceratodus eine Vorstufe bilden, indem bei dieser Form eben dieselben Radien in stärkerer Entwickelung, wenn auch in geringerer Zahl, vorhanden sind, als die gegenüberliegenden. Lassen wir die dorsalen (lateralen) Radien fort, so gelangen wir zum Protopterus-Zustand, denken wir uns hingegen die ventralen rückgebildet, so führt uns dies zu den Selachiern. Diese letztere Reduktion ist durch die geringere Zahl der betreffenden Radien angedeutet, wie bereits DAVIDOFF betont hat.

Die Selachier-Reihe ist auch ohne Zuhilfenahme des Ceratodus durch die fossilen Formen (Pleuracanthus, Xenacanthus) sehr vollständig markirt. Sie findet bei den Haien selbst ihre Fortführung und gipfelt in dem uniserialen Archipterygium.

Konvergente Bildungen treffen wir auch in anderen Abtheilungen an, so in dem streng uniserialen Archipterygium der Brustflosse von Amia. Bei dieser Form, wie in noch höherem Maasse bei Teleostiern überwiegt mehr und mehr der Dermaltheil in seiner Bedeutung über den Myaltheil.

Der Grund der einseitigen Entfaltung von Radien ist von GEGENBAUR in der veränderten Stellung der Flosse gesucht worden. Diese Stellung ist durch die horizontale Lage der Flosse gegeben, wobei der dorsale Rand zum lateralen, der ventrale zum medialen wird.

Diese „Schwimmstellung" wird immer wieder in den verschiedenen Reihen der Fische realisirt. Schon bei den Dipnoern stellt sie sich ein, wo der junge Ceratodus nach SEMON's Abbildungen noch die primitive Flossenstellung hat, während an der Brustflosse des erwachsenen Thieres eine Annäherung an den Selachier-Zustand sich ausprägt. Bei Amiaden und Teleostiern kann man dasselbe beobachten. Noch zeigen

Jugendzustände von Physostomen eine der von Amia mehr gleichende, primitivere Flossenstellung.

Auch hier zeigt sich deutlich die vorherrschende Bedeutung des dorsalen Randes für die Funktion der Flosse; diese tritt stets hervor, mag sie durch innere Skelettheile oder durch besondere Entfaltung des Dermalskelets bedingt sein.

In gewissem Sinne ist diese Beeinträchtigung der ventralen Radien auch bei den Polypterinen unverkennbar, wenigstens hinsichtlich der Binnenradien; niemals aber wird bei ihnen die Schwimmstellung zur typischen Flossenlage, und in dieser Erhaltung der alten Flossenstellung dürfte ein für die Konservirung wenigstens einiger medialer Radien wichtiger Punkt gegeben sein. In der mächtigen Entfaltung eines derselben, des Metapterygium liegt das ausschlaggebende Charakteristikum der Brustflosse der Crossopterygier allen anderen Flossenbildungen gegenüber.

Die Entfaltung zweier Randradien findet sich nirgends wieder bei Fischen und muss daher als eine ganz eigenartige Entwickelungsrichtung betrachtet werden.

Auch die Beckenflosse der Crossopterygier theilt diese Eigenthümlichkeit nicht. Bezüglich derselben stehe ich ganz auf GEGENBAUR's Standpunkt, welcher diese Flosse als eine rudimentäre Bildung beurtheilt. Sie hat nie das Stadium der „Marginalia" durchlaufen, sondern ist offenbar schon in einem sehr niederen Archipterygium-Stadium durch die Ossifikation in einseitiger Weise fortgebildet worden, um dann einer allmählichen Reduktion zu verfallen, welche bei Calamoichthys vollzogen ist. Für unseren Zweck hat daher die Beckenflosse des Polypterus keine weitere Bedeutung.

III. Cheiropterygium und Ichthyopterygium.

Bereits in der Einleitung habe ich es ausgesprochen, in welcher Richtung ich die Lösung des uns hier beschäftigenden Problems der Ableitung der Landgliedmasse von niederen Zuständen anzustreben geneigt bin. Die bisher vorgebrachten Lehren werden wir nun im Einzelnen zu prüfen haben, das Unberechtigte derselben zurückweisen und das Berechtigte der bisherigen Versuche zu neuen Fragestellungen heranziehen müssen.

Da ich den einseitig ontogenetischen Versuchen, unsere Probleme zu lösen, eine Berechtigung nicht zuerkenne, so beschränke ich die historische Uebersicht auf die theils rein morphologisch, theils morphologisch und ontogenetisch durchgeführten Arbeiten. Es sind diejenigen von GEGENBAUR, HUXLEY, GOETTE, EMERY und POLLARD, die wir zu betrachten haben. Eine jede derselben enthält Punkte, die ich acceptiren muss und solche, denen ich mich nicht anschliessen kann. Nicht nur zeitlich, sondern auch sachlich ist es begründet, wenn wir GEGENBAUR's Arbeiten voranstellen, da ihnen der Hauptantheil an allem bisher auf unserem Gebiete Geleisteten gehört.

Die erste wissenschaftliche Beantwortung der Hauptfrage wurde durch GEGENBAUR (1865) in seinen Untersuchungen über die Brustflosse der Fische gegeben: (p. 166) „Am Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere lässt sich also die gleiche Einrichtung, wie am Metapterygium der Selachier erkennen. Eine Folge von Skeletstücken, von denen die proximalen stärker sind als die distalen, bildet die Stammreihe, an welcher seitlich gegliederte Radien sitzen. Bei den Selachiern sind dieselben zahlreicher. Die oberen Glieder der Stammreihe, vor allem das Basale tragen viele Radien. Bei den Amphibien tritt von jedem Glied der Stammreihe auch von dem aus dem Basale des Metapterygiums hervorgegangenen Humerus, nur Ein Strahl ab, der wieder gegliedert ist und wie die folgenden Strahlen einige seiner Glieder in plattenförmige Stücke umgewandelt zeigt, die zusammen einen besonderen Abschnitt bilden, den Carpus, von dem die Enden der Strahlen als Metacarpus und Phalangen hervorgehen."

Eine bestimmte Ausarbeitung erfuhr dieser allgemeine Plan durch die Untersuchung des Flossenskelets der Enaliosaurier, welches GEGENBAUR damals als ein ziemlich primitives auffasste. An diesem Objekt begründete er seine Anschauung, wonach ein Stamm der Flosse gegeben sei in Humerus, Radius, Radiale, Carpale I und Metacarpale I, und dass von diesen aus Strahlen gehen, die sich leicht durch die Aufreihung der Carpalstücke ergeben. Es zeigte sich somit das Armskelet der Landwirbelthiere als ein uniseriales Archipterygium, dessen Axe durch den Radius gelegt werden muss*).

Ein neuer Anstoss zur Revision dieser Frage wurde gegeben durch die Entdeckung des biserialen Archipterygiums bei Ceratodus. Dieser Befund musste auf die Beurtheilung der Landgliedmasse eine nachhaltige Wirkung ausüben. HUXLEY war es, welcher die Verwerthung der neuen Erkenntniss versuchte und die Ceratodusflosse zur direkten Vergleichung mit dem Cheiropterygium — diese vortreffliche Bezeichnung wird hier von HUXLEY zum ersten Mal gebraucht — heranzog.

Im Allgemeinen mit GEGENBAUR's Anschauungen übereinstimmend, versucht er nur die Axe anders zu legen und die biseriale Form im Cheiropterygium zu erkennen.

HUXLEY führt die Axe mitten durch das Cheiropterygium (p. 56): durch Humerus, Intermedium, Carpale III, Metacarpus III. Daran sitzen zwei Strahlenpaare auf jeder Seite, welche HUXLEY als prae- und postaxiale bezeichnet. Diese Orientirung nimmt er so vor, dass er die radiale Seite der Gliedmasse für die praeaxiale erklärt, eine Anschauung, die sich aus dem Umstande erklärt, dass HUXLEY die Horizontal-Stellung der Flosse für das Primitive hielt.

Die praeaxialen Strahlen sind: 1. Radius, radiale, Carpale I, Pollex. 2. Carpale II und zweiter Finger. Die postaxialen Strahlen sind: 1. Ulna, ulnare, Carpale V und fünfter Finger. 2. Carpale IV und vierter Finger.

*) Für diese Auffassung ist später auch BAUR eingetreten.

Durch HUXLEY's Schrift veranlasst, nahm GEGENBAUR (1876) eine Revision seiner Lehre vor, wobei er im Wesentlichen seine früheren Anschauungen über die Beziehungen der Amphibien-Extremität zur Selachierflosse beibehielt, aber in der Anwendung der Archipterygiumlehre auf die Landgliedmasse im Einzelnen Aenderungen vornahm. Als Gründe gegen HUXLEY's Auffassung führt GEGENBAUR an: einmal, dass die Axe zwischen den Vorderarmknochen durchgehen müsste, also dort, wo kein Skeletstiel liege. Das Intermedium dürfe man nicht hierfür in Betracht ziehen, da „es nie bis zum Basale (Humenes oder Femur) reicht, selbst nicht bei Ichthyosauriern, wo die bedeutendste Kürze der Stücke jene Beziehung am Möglichsten erscheinen liesse".

Als zweiten Gegenstand führt GEGENBAUR die Duplicität des Centrale an, welchen Zustand er als einen ursprünglichen aufzufassen geneigt ist. Aus diesen Gründen möchte GEGENBAUR „die Vergleichung des vollständigen biserialen Archipterygium (resp. des Ceratodentypus) mit dem Gliedmassenskelet der höheren Thiere als mit den grössten Schwierigkeiten verbunden ansehen." Der Forderung HUXLEY's, dass die Stammreihe, wenn überhaupt durch einen der Knochen, eher durch die Ulna, als durch den Radius gelegt werden müsse, gesteht GEGENBAUR Berechtigung zu und zwar aus zwei Gründen: Zunächst sind es Betrachtungen allgemeinerer Art über die Stellung der Flossen, in welchen GEGENBAUR HUXLEY folgt. Ein zweiter, sehr wesentlicher Grund beruht für GEGENBAUR in einem Befund am Intermedium (pag. 405). GEGENBAUR konnte „an Larven bei etwas mehr differenzirtem Skelet eine unverkennbare Beziehung des Intermediums zur Ulna an der vorderen, wie zur Fibula an der hinteren Gliedmasse" konstatiren, „so dass ein Blick vorzüglich auf letzteres Objekt genügt, um die darin sich kundgebende laterale Verbindung der Radien mit einer durch die Fibula sich erstreckenden Axe der Gliedmassen erkennen zu lassen". Zugleich verweist GEGENBAUR auf WIEDERSHEIM's Abbildungen vom Carpus und Tarsus mehrerer Salamandrinen. „Wer die Formerscheinungen nicht für gleichgiltig ansieht, sondern sie als durch ursprünglich ausser ihnen gelegene Causalmomente entstandene demnach als gesetzmässig bedingte beurtheilt, wird in jenem Verhalten des Intermedium Beziehungen erkennen müssen, die auf eine Anfügung dieses Stückes an die Fibula schliessen lassen."

So gelangt er zur Aufstellung von vier Reihen, deren erste durch Tibia, Tibiale, Tarsale 1 führt, die zweite von der Fibula durch Intermedium, Centrale Tarsale 2, die dritte vom Fibulare aus durch Centrale, Tarsale 3, die vierte vom Tarsale 5 durch Tarsale 4, während der Stamm sich durch Fibula, Filulare, Tarsale 5 in die Phalangen des fünften Fingers festsetzt.

Nach alledem hält GEGENBAUR die Ableitung des primitiven Gliedmassenskelets der höheren Wirbelthiere vom Flossenskelet der Selachier vollständig aufrecht. Als triftigen Einwand gegen diese Auffassung kann GEGENBAUR nur den Nachweis anerkennen, „dass in jenem zum grossen Theil noch bei den Amphibien vollständig existirenden primitiven Skelet kein dem" von ihm als Flossenstamm bezeichneter Komplex erkannt werden könne, und dass „die Anordnung der übrigen Stücke nicht auf diesem Stamme angefügte Radien (Strahlen) beziehbar sein" (pag. 406).

Was die Stellung von Flosse und Cheiropterygium betrifft, so stimmt GEGENBAUR im Ganzen mit HUXLEY überein. Er hält für die Selachierflosse mit Recht diejenige Stellung für die ursprüngliche, in welcher der Stamm (das „Metapterygium") ventral liegt. In dieser Lage gehen die Strahlen in dorsaler und caudaler Richtung. Die Uebereinstimmung mit der Landgliedmasse soll nun dadurch zu Stande gebracht werden, dass die Selachierflosse ventralwärts umgeschlagen würde. Dann „läge das Metapterygium oben, entspräche dem Ulnarrande". „So dürfte bei aller Verschiedenheit, welche diese beiden von einander entfernten Typen darbieten, doch das Gemeinsame zu erkennen sein, und die höhere Form mit der niederen sich verknüpfen lassen". —

Den bisher besprochenen Arbeiten können wir zwei andere ontogenetische anreihen, welche mehr oder weniger bestimmt die gleiche Richtung einschlagen, es sind die beiden Untersuchungen von GOETTE und STRASSER über die Entwickelung des Extremitäten-Skelets der Amphibien. Hinsichtlich der Frage, inwieweit die Ontogenese eine Bestätigung für die Richtigkeit der GEGENBAUR'schen Anschauungen liefert, gelangt STRASSER zu einem weniger bestimmten Resultate als GOETTE. Immerhin sind die Worte des ersteren sehr bemerkenswerth: „Die gewonnenen Thatsachen widersprechen nicht direkt der Archypterygiumtheorie; namentlich erscheint eine Uebereinstimmung zwischen der Entwickelung einer Flosse und einer von Gefässen durchbohrten axialen Gewebsplatte recht wohl möglich zu sein". Freilich fügt er hinzu: „Die postulirte radiäre Anordnung zu einer Stammreihe ist in früheren Embryonalstadien weniger deutlich als in späteren". GOETTE schliesst seine überaus wichtige Publikation mit den Worten: „Als Hauptergebniss meiner Untersuchungen darf ich aber bezeichnen, dass es mir, wie ich hoffe, gelungen ist, auch in der individuellen Entwickelungsgeschichte eine Bestätigung und im Einzelnen sogar eine nähere Begründung einer der bedeutendsten Theorien in der Morphologie der Wirbelthiere, der Archipterygium-Theorie GEGENBAUR's zu finden."

Da wir auf die Einzelheiten der GOETTE'schen Resultate noch öfter einzugehen haben werden, so mögen hier nur die Hauptpunkte hervorgehoben werden, in welchen GOETTE die frühere Theorie ergänzt. Auf Grund der in der Ontogenese sich ausprägenden Anordnung der Carpal- resp. Tarsalstücke in drei Strahlen, einem radialen und zwei von der Ulna ausgehenden, gelangt GOETTE dazu, die Axe (Taf. V Fig. 48) durch die Fibula und durch den II. Finger zu legen. In ersterem Punkte also mit GEGENBAUR's zweiter Theorie übereinstimmend, weicht er in anderen davon ab. Damit ist eine Art von biserialem Archypterigiums gegeben, dessen Stamm auf der einen Seite e i n e n, auf der anderen drei Strahlen trägt. Ein ventraler Strahl geht durch den Radius (Tibia) und den I. Finger. Von den dorsalen betrachtet GOETTE als selbstständig die durch den III., IV. und den Rest eines VI. Fingers, während er den V. Finger als Abgliederung dem IV. zutheilt. Was die primitive Extremitätenstellung betrifft, so tritt GOETTE mit Recht HUXLEY's Anschauungen entgegen und huldigt solchen, wie ich sie im vorigen Kapitel für die Fische vorgebracht habe. Mit Recht fragt er: „Wenn von allen bekannten Gliedmassen der Vertebraten diejenigen

des Ceratodus nach ihrem Bau anerkanntermaassen die ursprünglichsten sind, warum sollen ihre gewöhnlichen Lagebeziehungen nicht zum Ausgangspunkte für die Bestimmung aller übrigen genommen werden? Geschieht dies aber, so haben wir von einer sagittalen Stellung der nach hinten gerichteten Extremität auszugehen.“ Auch seine weiten Ausführungen, durch welche er das Sekundäre der Horizontalstellung der Extremitäten darthut, treffen ganz das Richtige. —

Die alte HUXLEY'sche Auffassung hat neuerdings in HATSCHEK einen Vertheidiger gefunden. Ohne auf die inneren Theile einzugehen, sucht er die Haltung von Flosse und Cheiropterygium in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit aufzuklären: (pag. 85) „Wir werden also die beiden Typen der Extremitäten nur in einer bestimmten Stellung mit einander vergleichen und zwar in der Abwärtsstellung oder — da uns dies zu demselben Resultate führt und dabei theoretisch richtiger und praktisch anschaulicher ist — in der Horizontalstellung, wobei wir die Thiere in der identischen Lage etwa von der Bauchseite aus betrachten.“

Diese Sätze sind auch in das Lehrbuch von WIEDERSHEIM übergegangen, der sie, wie es scheint, vollständig acceptirt. Wir werden unten auf dieselben zurückzukommen haben.

Auf den in neuerer Zeit von WIEDERSHEIM unternommenen Versuch, das Cheiropterygium mit den Flossen zu verknüpfen, möchte ich hier nur kurz eingehen, da ich offen bekennen muss, dass ich weder den Boden, auf dem diese Lehre ruht, noch die Art ihrer Durchführung als berechtigt anerkennen kann.

Für überaus ungünstig halte ich den gewählten Ausgangspunkt — die Beckenflosse gewisser Knorpelganoiden, deren rudimentäre Natur bei Polypterus so klar zu Tage tritt — für durchaus nicht überzeugend, ferner halte ich den Modus, wie die Ableitung der Landgliedmassen von der Stöhr-Beckenflosse unter Annahme des Schwundes einiger Radien vorgenommen wird. „Stellt man sich nun vor, dass unter gleichzeitiger Drehung der Extremität durch das Aufsetzen und Anstemmen des Flossenrandes auf einer festen Unterlage ein Reizzustand gesetzt wurde, so ist es nicht undenkbar, dass jene distale Zone des Knorpelskeletes mit einem kräftigen Sprossungsprozess, welcher zur Bildung eines Fusskeletes führte, darauf reagirte.“ Diesen Anschauungen kann ich ebensowenig folgen, wie denjenigen desselben Autors über die Phylogenese des Beckens. —

Das Verdienst, eine ganz neue Richtung in der Anwendung der Archipterygiumstheorie auf das Cheiropterygium inaugurirt zu haben, gebührt EMERY. Sein im Jahre 1887 im zoologischen Anzeiger veröffentlichter Artikel war früher von mir nicht beachtet worden, als ich unabhängig davon auf ähnliche Ideen kam. Wenn auch im Einzelnen manche grosse Differenz zwischen EMERY und mir besteht, so muss ich doch es voll und ganz anerkennen, dass er der erste gewesen ist, welcher die Bedeutung der Crossopterygier für unser Problem erkannt hat.

In jenem älteren Aufsatz vergleicht er die Polypterus-Flosse noch in der älteren GEGENBAUR'schen Weise mit der Selachierflosse (s. o.!). Mit Recht schliesst er dann, dass im Crossopterygium allmählich das Mesopterygium vom Schultergelenk

ausgeschlossen wurde. Durch die unvollständige und ungenaue Abbildung PARKER's verleitet (s. o.!), nimmt er an, es sei bei Calamoichthys allein das Propterygium mit dem Schultergürtel gelenkig verbunden; „es könnte hier bereits von einer Articulatio gleno-humeralis die Rede sein, falls nachgewiesen würde, dass der Humerus aus dem Propterygium entstammt." —

Er führt fort (pag. 187): „Ich nehme an, dass bei schlammbewohnenden Fischen zur freieren Beweglichkeit des Schultergelenkes eine Verkleinerung seiner Fläche nützlich wurde. Es wurde zuerst das Mesopterygium, dann noch eines der beiden anderen Elemente des Basipterygiums vom Gelenke ausgeschlossen. Durch Verschiebung des Propterygiums dem Metapterygium entlang (oder umgekehrt) und Abgliederung des mit dem Schultergürtel in Berührung gebliebenen Theiles entstand ein Humerus. Das Propterygium bildete proximal den Radius, distal das Radiale carpi; gleicherweise entstanden aus Metapterygium Ulna und Ulnare carpi. Aus dem Mesopterygium leite ich das Intermedium und die Centralia ab."

EMERY vertritt hierbei die HUXLEY'sche Anschauung von der Stellung der Gliedmassen. Bezüglich des Intermedium verweist er auf Fälle, in welchen sich dasselbe, wie z. B. bei Sauronodon und Ichthyosaurus, bis zur Berührung mit dem Humerus resp. Femur zwischen die Knochen des Vorderarms resp. Unterschenkel-einschiebt. „Die Carpalia der distalen Reihe sind wahrscheinlich wie die Metacarpalia und die Phalangen auf die Knorpelstrahlen der Flosse (Basalia) zu beziehen und von diesen abgegliedert zu denken."

EMERY „erkennt also im Cheiropterygium weder Aeste noch Hauptstrahl: also auch keinen Unterschied von praeaxialen und postaxialen Strahlen." Das Flossenskelet von Ceratodus hält er für eine bereits nach der Humerusbildung vom Crossopterygium sich abzweigende Form. In GOETTE's Resultaten findet EMERY eine gute Bestätigung seiner crossopterygialen Hypothese.

Die sekundäre Gliederung des Centrale stimmt viel besser mit seiner Theorie, als die Annahme der primitiven Doppelnatur dieses Skeletstückes.

Diese wichtigen Mittheilungen EMERY's wurden sehr wenig beachtet. Der einzige, der sie aufnahm, war POLLARD. Die Aeusserungen desselben über die Stellung des Crossopterygium zur Selachierflosse haben wir schon betrachtet. Die Vergleichung des Crossopterygium und Cheiropterygium führt er an der Hand zweier Abbildungen durch, deren eine die Polypterusflosse, die andere das Vorderarm- und Handskelet von Ranodon nach WIEDERSHEIM darstellt. POLLARD schliesst sich zwar im Ganzen an EMERY an; aber in einigen Hauptpunkten modifizirt er dessen Lehre. Mit Recht betont er, obwohl es nicht genügend ausgeführt wird, dass wenn überhaupt die beiden Randknochen des Polypterus mit denen des Vorderarmes verglichen werden, die Ulna mit dem Propterygium, der Radius mit dem Metapterygium in Parallele zu setzen sei. „The mesopterygium forms probably the intermedium and centralia and the chief foramen in the ossified past represents the intercarpal foramen." Die Metacarpalien und Phalangen werden von den Actinalien und Epactinalien (meiner Nomenklatur) abgeleitet.

„From the above it is seen there is great probability, that the Pentadactyle hand is derived from a Crossopterygian fin.“ Die Hauptschwierigkeit erblickt Pollard nicht mit Unrecht in der Frage nach der Homologie des Humerus. Für diese hat er eine neue, von Emery abweichende Theorie ausgebildet, die freilich, wie er selbst gesteht, mit Schwierigkeiten verbunden ist. Während Emery versucht hatte, den Humerus vom Extremitätenskelet abzuleiten, erblickt Pollard sein Homologon in einem Theil des Schultergürtels. Der Gelenkkopf und seine knorpeligen Nachbartheile sollen sich beim Uebergang vom Wasser- zum Landleben zwischen den ossifizirten Theilen des Schultergürtels herausgelöst und so ein selbstständiges Skeletstück geliefert haben. Das Schultergelenk des Polypterus wäre somit dem Ellbogengelenk des Cheiropterygiums homolog.

Auf eine Vergleichung der Muskulatur und Nerven geht Pollard ebensowenig ein, wie es Emery gethan.

In einer neuen Publikation, deren Zusendung ich der Güte des Verfassers verdanke, hat Emery noch einmal das uns beschäftigende Problem in Angriff genommen und hat seine Stellung zu Pollard's Ansichten dargelegt. Zum Theil acceptirt er die von jenem vorgeschlagenen Aenderungen, zum Theil bleibt er aber auch auf dem früheren Standpunkt. In anderer Hinsicht hat er selbst seine Meinungen modifizirt. Bezüglich des Humerus giebt Emery seine frühere Meinung auf und schliesst sich der Hypothese Pollard's an. Die Homologie des Pro- und Metapterygiums hingegen hält er in der alten Weise gegen Pollard aufrecht.

Den ontogenetischen Zusammenhang zwischen den Centralien, Intermedium und Fibulare hält Emery für ein palingenetisches Faktum, welches ihn in der Ableitung dieses Skeletkomplexes vom Mesopterygium des Polypterus bestärkt. Diesem rechnet er neuerdings auch das Ulnare zu, welches er früher von seinem „Metapterygium“ abgeleitet hatte. Die distalen Carpalien und Tarsalien hatte er früher als Abgliederungen der Basen von Radien betrachtet; jetzt glaubt er nicht mehr eine so scharfe Grenze zwischen dem Mesopterygium und seinen Strahlen ziehen zu sollen. „Nelle forme attuali, i carpali distali sono differenziati in rapporto coi singoli raggi, alla cui base possono essere opportunemente referiti.“

Von Einzelheiten der Vergleichung sei das Foramen im Mesopterygium des Polypterus erwähnt, welchem Emery dasjenige im Carpus gleichsetzt, welches sich zwischen Ulnare und Intermedium befindet.

Sehr bemerkenswerth sind ferner die Versuche, die soviel diskutirten Fragen des Praepollex und Praehallux durch die Crossopterygium-Theile zu beleuchten — Punkte, auf die wir im Folgenden noch wiederholt zurückkommen müssen.

Das Gesammturtheil Emery's über das Crossopterygium liegt in folgenden Worten (pag. 20): „Sarebbe follia pretendere di ritrovarvi un vero stadio della filogenesi del chiropterigio; bisogna piuttosto considerare questo pesce interessantissimo (d. i. Polypterus) come la terminazione di une ramo collaterale, staccatosi dal tronco dal quale seno discesi gli Stapediferi, ed in cui troviamo conservati alcuni caratteri dell' antico stipite.“

Eine der Hauptschwierigkeiten, welche sich der Verknüpfung von Ichthyopterygium und Cheiropterygium entgegenstellen, ist die Abgeschlossenheit, in welcher uns die letztere Form der Gliedmasse allenthalben entgegentritt. Diese ist so gross, dass es kaum einer besonderen Definition des Cheiropterygium-Begriffs bedarf. Dennoch müssen wir, wenn wir dieses zweite Vergleichungsobjekt mit dem ersten, der Flosse, in Parallele setzen wollen, einen von allen nebensächlichen Dingen befreiten Typus aufstellen, mit dem fortan gerechnet werden muss.

Das Material, aus welchem dieser „Urzustand des Cheiropterygiums" gewonnen werden muss, ist ein ungeheuer grosses. Wir haben dafür nicht nur die erwachsene, sondern auch die ontogenetische, nicht nur die vordere, sondern auch die hintere Extremität zu verwerthen. Daraus erwachsen Schwierigkeiten, denen in erster Linie durch eine rationelle Nomenklatur abgeholfen werden kann und muss. EMERY hat in dieser Reform den Anfang gemacht und zum Theil gute, praktische, für vordere und hintere Extremität gemeinsam geltende Bezeichnungen für das Skelet eingeführt. Ich werde dieselben zum Theil acceptiren; es lässt sich aber nicht vermeiden, dass einige meiner Benennungen mit den seinigen in Kollision gerathen. Ich halte es für das beste, die neuen Namen so sehr wie möglich einzuschränken. EMERY hat darin nach meiner Meinung zuviel des Guten gethan.

Bei der Aufstellung des cheiropterygialen Urtypus wollen wir nur die Hauptpunkte darlegen, über welche Meinungsverschiedenheiten nicht gut möglich sind, um einen Boden zu gewinnen, auf welchem eine rationelle Vergleichung ohne Schwierigkeit geschehen kann.

Wir folgen hierbei derselben Disposition, wie wir sie oben bei den Flossenbildungen durchgeführt haben. —

Was die äussere Form und die Lage des Cheiropterygiums im Urzustand betrifft, so stelle ich mir dieselbe als eine in der Richtung der Körperlängsaxe ausgedehnte, sagittal gestellte Platte vor, an welcher eine mediale und laterale Fläche, ein dorsaler und ventraler Rand zu unterscheiden sind. Beide gehen distal in einander über in einer durch freie Fortsätze ausgezeichneten Partie. Dass diese Stellung des Cheiropterygiums die ursprüngliche ist, geht aus der den Embryonen der verschiedensten Abtheilungen zukommenden anfänglichen Lage der Extremität ganz deutlich hervor. So finden wir es bei den Amphibien, desgleichen bei den Sauropsiden und den Mammalien. Das einzige, was variirt, ist die Richtung der Extremität, der Winkel, den die Längsaxe ihres distalen Theils mit der Körperlängsaxe bildet, und dieser hängt mit der Entfaltung der Ellenbeuge und Kniebeuge zusammen. Damit aber sind schon Differenzirungen gegeben, von denen wir hier abstrahiren müssen. Im ursprünglichsten Zustand müssen wir uns die Extremität als eine einheitliche Platte ohne besondere Abknickung vorstellen. Diese prägt sich erst mit der Verlängerung eines besonderen proximalen, ursprünglich sehr kurzen Theiles aus.

Die terminale Gliederung sehen wir ebenfalls erst allmählich sich entfalten. Ontogenetisch ist die Gegend des II. Fingers zuerst differenzirt, und giebt sich dadurch als etwas Besonderes kund. Eine die Finger mit einander verbindende Haut darf wohl gleichfalls in den Begriff des Urzustandes mit aufgenommen werden. Als einzige Gliederung innerhalb der Gliedmasse dürfte die Absetzung einer distalen Platte von einem proximalen Theil oder dessen Extremitäten-Stiel zu gelten haben.

Für das Skelet ist der Urzustand so klar vorgezeichnet, dass wir hier im Wesentlichen nur die neue Nomenklatur anzuführen haben. An den Schultergürtel wird die Gliedmasse durch ein stielartiges Skeletstück angeschlossen, für welches ich den von EMERY gefundenen gemeinsamen Namen: „Stylopodium" vorschlage. Darauf folgen die beiden Skeletstücke, welche HAECKEL*) mit dem guten Namen des „Zeugopodium" zusammengefasst hat. Leider aber hat er für jedes der beiden Stücke keine besonderen Namen eingeführt, und so bleibt nichts übrig, als auch hier der recht treffend gewählten Nomenklatur von EMERY zu folgen, mit der einzigen, durch die Differenz unserer Anschauungen über die ursprüngliche Stellung der Gliedmassen gegebenen Aenderung, dass ich Ulna und Fibula als „Propodium" und Radius, sowie Tibia als „Metapodium" bezeichne, während EMERY, gerade so wie bei den Flossenbildungen (s. o.!), beide Bezeichnungen mit einander vertauscht.

Der nächste Abschnitt des Extremitätenskelets — Carpus und Tarsus — ist von HAECKEL als Basipodium zusammengefasst worden. — Auch hier möchte ich EMERY folgen und seinen Ausdruck „Mesopodium" übernehmen.

Die vom Basipodium getragenen Strahlen nenne ich im Anschluss an EMERY Actinalia.

Für die weiter distal folgenden Skeletstücke kann der frühere gemeinsame Name der Phalangen beibehalten werden.

Ueber die Einzelheiten dieses Urzustandes des cheiropterygialen Skelets hätten wir Folgendes hinzuzufügen.

Die Beschränkung der Strahlen auf fünf ist eine so allgemeine Erscheinung, dass sie wohl auch für den Urzustand angenommen werden muss. Trotzdem können wir jene immer wieder und von der verschiedensten Seite auftauchenden Zeugnisse für Komplikationen am dorsalen und ventralen Rand des Mesopodium nicht ignoriren, welche in den Theorien von Praepollex und Postminimus ihren Ausdruck gefunden haben. Dass an den betreffenden Punkten irgend eine auf Strahlenbildungen beziehbare Eigenart des Skelets vorliegen musste, kann nicht gut geleugnet werden. Andererseits sind alle Versuche, besondere Fingerbildungen hier nachzuweisen, so wenig geglückt, dass man für den Urzustand die fünf Finger beizubehalten hat, mit dem Vorbehalt, dass am propodialen und metapodialen Rand den Fingern ähnliche Bildungen existirt haben können.

*) Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin 1895.

Eine fernere, ganz konstante Eigenthümlichkeit der Skeletanordnung, mit welcher bei Konstruktion des Urzustandes gerechnet werden muss, ist die offenbare nähere Beziehung des Mesopodiums zum Propodium als zum Metapodium. Auf diese Erscheinung hatte schon GEGENBAUR Gewicht gelegt. Das Einragen des Mesopodiums zwischen die beiden Stücke des Zeugopodiums ist gleichfalls als ein alter Charakter anzusehen; denn er tritt uns in den alten Zuständen der Gliedmasse besonders deutlich entgegen und geht allmählich in eine mehr distale Verlagerung des Mesopodiums über.

Inwiefern ontogenetische Befunde, welche eine ontogenetische Kontinuität gewisser Skeletttheile bezeugen, phylogenetisch verwerthbar sind, lässt sich aus dem Objekt heraus nicht entscheiden. Immerhin wird zu erwägen sein, ob die Kontinuität des Stylopodiums mit dem Zeugopodium, sowie die einheitliche Anlage eines grossen Theils des Mesopodiums nicht palingenetische Erscheinungen repräsentiren.

Wir kommen zur Muskulatur und damit zu einem Gebiete, auf welchem für die einheitliche Auffassung der cheiropterygialen Zustände bisher so gut wie gar nichts geschehen ist.

Das Problem, den gemeinsamen Ausgangspunkt für die Muskulatur der vorderen und der hinteren Extremität zu finden, ist bisher nicht gelöst worden.

Bei der Rekonstruktion des Urzustandes der Muskulatur kann es sich nur um ein ganz allgemein gehaltenes Uebersichtsbild der Anordnung handeln, welche als Vergleichungsobjekt für die in jedem Falle ziemlich ungegliederte Muskulatur einer Flosse dienen soll.

Seit längerer Zeit mit den Gliedmassenmuskeln der Amphibien beschäftigt, möchte ich hier nur einige Punkte hervorheben, welche meines Erachtens dem betreffenden Urzustand angehört haben, während alle genaueren Erörterungen dieser schwierigen Fragen an anderem Orte erfolgen sollen.

Bringt man das Cheiropterygium in die alte, ursprüngliche sagittale „Flossenstellung“ unter Aufhebung aller Winkel und sonstigen Komplikationen, so finden wir an der Muskulatur der beiden Extremitäten auf der lateralen Fläche wichtige Uebereinstimmungen. Die Mitte der Extremität wird von einer (dem Gliedmassenwinkel entsprechenden) Bindegewebsmasse eingenommen, zu welchem hin Muskeln vom Gürtel sich erstrecken, und von welchem aus Muskelmassen zu den distalen Theilen divergiren.

Die erstere Muskelmasse ist in den niederen Zuständen mehr einheitlich für die hintere Extremität, während die vordere eine Sonderung in zonostylopodiale und stylo-zeugopodiale Masse erkennen lässt. Nehmen wir den mehr ungegliederten Befund als den primitiven an, so gelangen wir zu dem Resultat: Für die laterale Cheiropterygialmuskulatur charakteristisch ist die Sonderung in einen proximalen Theil und einen distalen Theil. Der erstere umfasst Muskelmassen, welche distalwärts zu einem

„Septum“ konvergiren, der distale solche, welche von eben diesem Theil aus zur Actinal-Phalangeal-Grenze hin divergiren.

Die distale Masse stellt einen Extensor dar, dessen weit verbreitete Sonderung in oberflächliche und tiefe Theile vielleicht mit in den Urzustand aufgenommen werden muss. Das Gleiche gilt von dem ihm auf der medialen Fläche entsprechenden Flexor.

Die proximalen Theile der medialen Fläche werden von Muskelmassen eingenommen, welche vom Gürtel aus zum Metapodium und dessen Nachbarschaft sich erstrecken und welche nicht unmittelbar mit dem Flexor in eine Gruppe vereinigt werden können.

Dies sind einige Hauptpunkte, die für die Vergleichung des Cheiropterygiums und Ichthyopterygiums von Bedeutung sind. Lassen sie sich bei irgend einer Form des letzteren wiederfinden, so erwächst daraus eine starke Stütze für die Homologisirung der Skelettheile, wo nicht, so wird die Möglichkeit einer Verknüpfung bedeutend geschwächt.

Die Nerven des Cheiropterygiums lassen trotz aller Mannigfaltigkeit im Einzelnen soviel Gemeinsames erkennen, dass die Rekonstruktion des Urzustandes keine Schwierigkeiten hat.

Eine geringe Anzahl ventraler Aeste von Spinalnerven, und zwar vier bis fünf, vereinigten sich zu einem Plexus, aus welchem — die Gliedmasse in der ursprünglichen Lage gedacht — laterale und mediale Nerven hervorgingen zur Versorgung der entsprechenden Muskelmassen. Für die vordere Extremität, und mit dieser rechnen wir in erster Linie, sind sehr weit cranial gelegene Nerven als die Bildner des Plexus zu betrachten. —

Da Niemand bezweifelt, dass die Plexusbildungen etwas allmählich Gewordenes darstellen, so muss für den Urzustand die Möglichkeit offen gelassen werden, dass in demselben die Plexusbildung noch nicht vollständig eingetreten war. Auch könnte die Zahl der Plexus-Wurzeln geringer sein; dass sie g r ö s s e r gewesen sein sollte, muss als höchst unwahrscheinlich angesehen werden.

Bezüglich der Arterien sind wir, namentlich durch ZUCKERKANDL's Untersuchungen, in den Stand gesetzt, uns ein Bild von der Beschaffenheit des Urzustandes am Cheiropterygium zu bilden. Es hat sich gezeigt, dass ein a x i a l e s Gefäss die Versorgung der distalen Gliedmassentheile ursprünglich besorgte. Die Art. interossea offenbart sich als eine äusserst primitive Bildung. Sie verläuft auf der Beugeseite zwischen Pro- und Metapodium und entsendet Rami perforantes zur Streckfläche. Besonders bemerkenswerth ist ein das Mesopodium perforirender, ursprünglich ziemlich starker Ast. Dieser Befund des Foramen Mesopodii mit seiner Arterie ist von ZUCKERKANDL, LEBOUCQ u. a. beschrieben worden. Auch EMERY hat mit Recht dieselben als wichtig hingestellt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir diese Anordnung

der Theile dem Urzustande werden beilegen müssen. So wenig an sich die Gefässe für die morphologischen Betrachtungen ausschlaggebend sind, so wird doch darauf geachtet werden, wo hinsichtlich der Flossenbildungen sich Aehnliches konstatiren lässt.

Nach der Rückführung der komplizirten Verhältnisse der Landgliedmasse auf gewisse typische Zustände, erwächst uns die Aufgabe, die Urform des Cheiropterygiums mit den verschiedenen Flossenbildungen zu vergleichen, um zu erkennen, welche der letzteren die meisten Anknüpfungspunkte an die Landgliedmasse darbieten.

Als Vergleichungsobjekte für das Cheiropterygium kommen folgende Flossenbildungen in Betracht: 1. die Gliedmasse der recenten Selachier, — das Selachiopterygium, 2. die Flosse des Ceratodus — das Dipnopterygium und 3. das Crossopterygium. Andere Flossenbildungen brauchen nicht herangezogen zu werden. Die Hintergliedmassen der Fische bleiben ausser Betracht, da sie keine wesentlich primitivere Charaktere als die Brustflosse sich bewahrt haben und zum grossen Theil als rudimentäre oder als einseitig fortentwickelte Bildungen erscheinen. Die Flossen der Amiaden und Teleostier, des Lepidosteus und des Störs sind gleichfalls keine primitiven Formationen. Dass auf der anderen Seite die Extremitäten der Enaliosaurier gänzlich aus der Betrachtung fern bleiben, wird bei der zweifellos völlig sekundären Umbildung derselben keiner Rechtfertigung bedürfen.

Von den übrig bleibenden Flossenbildungen stellt das Dipnopterygium den ursprünglichsten Zustand dar, die beiden anderen repräsentiren (s. o.) die Endpunkte zweier von der Urform des Dipnopterygium (nicht direkt von diesem) ausgehenden Reihen.

Wir wollen die Vergleichung in derselben Reihenfolge der einzelnen Punkte durchführen, wie bei den bisherigen Betrachtungen.

Aeussere Form und Stellung.

Die äussere Form der Extremität ist bisher sehr wenig bei den phylogenetischen Betrachtungen des Cheiropterygium herangezogen worden.

Die grösste Differenz besteht in diesem Punkte zwischen dem Selachiopterygium und dem Cheiropterygium. Der steile laterale Rand des ersteren hat nichts ihm Vergleichbares beim Cheiropterygium. Eine Flossenbildung, die mit letzterem in nähere Beziehung gebracht werden soll, muss eine in dorsal und ventraler Richtung annähernd gleichartig entfaltete, längliche Platte darstellen. In dieser Hinsicht entspricht das Dipnopterygium schon eher den gehegten Erwartungen; namentlich wenn man die Jugendstadien desselben, wie wir sie aus den schönen Abbildungen SEMON's entnehmen, mit denen des Cheiropterygium vergleichen, so ergiebt sich manche Uebereinstimmung. Man könnte sogar versucht sein, in der starken zeitweisen Ausprägung des II. Fingers bei Amphibienlarven eine Erinnerung an die Flossenspitze des Ceratodus zu erblicken. Aehnliche Resultate, ja noch bessere, gewinnen wir, wenn wir

das Crossopterygium heranziehen. Zwischen Dipnopterygium und Crossopterygium werden wir fortan zu wählen haben und können das Selachiopterygium bei Seite schieben.

Dasselbe Resultat gewinnen wir bei Betrachtung der Flossenstellung. Die Horizontalstellung des Selachiopterygium ist keine ursprüngliche. Sie hat sich aus der Sagittalstellung entwickelt. Durch diese werden Dipno-, Crosso- und Cheiropterygium mit einander verknüpft, und zwar in besonderem Maasse die letzteren beiden, da das Crossopterygium auch noch in erwachsenem Zustand dieselbe beibehält, während die Ceratodusflosse im ausgebildeten Zustande zu dem der Selachier hinneigt.

Skelet.

Dasselbe hat bisher fast ausschliesslich als Kriterium bei der Vergleichung gedient.

Das Selachiopterygium wurde zwar früher von GEGENBAUR mit dem Cheiropterygium in nähere Beziehung gebracht, doch geschah dies in einer Zeit, wo die Stellung der Selachier und ihrer Flossen zu noch primitiveren Formen wenig bekannt war: GEGENBAUR erkannte gewisse gemeinsame Punkte an beiden Objekten. Aber selbst um diese aufrecht zu erhalten, bedürfte es der Annahme einer komplizirten Drehung der Selachierflosse (s. o.), welche mit der jetzt ganz sicher erkannten, primitiven Flossenhaltung sich nicht in Einklang bringen lässt. Noch andere Schwierigkeiten stellen sich der direkten Verknüpfung von Selachio- und Cheiropterygium entgegen. Niemals ist behauptet worden, dass das eine in das andere in toto bezüglich des Skelets übergeführt worden sei. Es lag also stets den betreffenden Betrachtungen die Annahme zu Grunde, dass das Cheiropterygium-Skelet einem Theil und zwar einem sehr kleinen des Selachierflossenskelets entsprechen sollte. Es ist aber nie nachgewiesen worden, wie es kommt, dass solche grossen Theile des Skelets geschwunden sind, oder wie diese Reduktion, die sich doch auf die Weichtheile ebenfalls erstrecken musste, zu denken sei.

Alle diese Betrachtungen werden aber dadurch in eine ganz neue Richtung gelenkt, dass ja, wie wir jetzt wissen, das Selachiopterygium gar keine primitive Bildung darstellt, sondern auf eine dem Dipnopterygium ähnliche Form bezogen werden muss. Will man sich also nicht zu der Annahme verstehen, dass die Landwirbelthiere der zu den Selachiern führenden Bahn sehr nahe stehen, so muss man sich der Ceratodusflosse direkt zuwenden. Durch viele Punkte, welche andere Organsysteme betreffen, wird eine Annäherung von Selachiern und Landwirbelthieren unwahrscheinlich. Hier wollen wir nur konstatiren, dass, ganz direkt mit einander verglichen, das Skelet des Selachio- und Cheiropterygiums äusserst wenig Aehnlichkeiten mit einander erkennen lassen, ganz abgesehen von der verschiedenen histologischen Beschaffenheit. Wo sollen wir bei den Selachiern die Homologa für Stylopodium und Zeugopodium suchen? Auch die Versuche EMERY's (die POLLARD in ähnlicher Weise

anstellt), durch Vermittelung des Crossopterygiums die Selachierflosse mit dem Cheiropterygium zu verknüpfen — danach wären Pro- und Metapterygium der Selachier dem Zeugopodium homolog — sind schon desshalb ganz verfehlt, weil die Stellung des Crossopterygium zum Selachiopterygium in der älteren falschen Weise von den beiden Autoren aufgefasst wurde.

Wir können also mit dem Skelet der Selachier-Flosse sehr wenig für unseren Zweck anfangen und wenden uns zum zweiten Objekt, dem Dipnopterygium. Dass zwischen dem biserial mit Radien besetzten Knorpelstab und dem Cheiropterygium-Skelet eine recht bedeutende Verschiedenheit besteht, lässt sich nicht leugnen. Die einzige Aehnlichkeit ist eigentlich gegeben durch das basale Knorpelstück der Ceratodusflosse, welches einem Stylopodium verglichen werden kann. Acceptiren wir dies einmal zunächst, so muss man gestehen, dass damit sehr wenig genützt ist; denn die nun unmittelbar sich aufdrängende Frage, wo wir das Zeugopodium zu suchen haben, wird ohne Antwort bleiben müssen. Mit der allgemeinen Annahme, dass das Skelet des Cheiropterygiums desshalb dem Dipnopterygium ähnlich sei, weil in beiden Fällen sich die einzelnen Stücke in Strahlen anordnen lassen, ist recht wenig genützt. Denn wenn wir unbefangen die mannigfachen Versuche betrachten, die Axe in einem der fünf Finger zu erkennen, so müssen wir das Resultat trotz der Mitarbeit der hervorragendsten Kräfte als ein recht trostloses bezeichnen. Ist doch ausser dem vierten Finger kein einziger derselben dem Schicksal entgangen, einmal als der Träger der Axe verdächtigt zu werden!

Wenn man ferner sieht, in wie mannigfacher Weise sich ohne grosse Schwierigkeit am Cheiropterygium die Strahlenanordnung vornehmen lässt, so muss man sehr misstrauisch werden und andere Nachweise für die Axennatur einer bestimmten Region verlangen, als denjenigen, dass sich die Skeletstücke zu der betreffenden Linie in Reihen anordnen lassen. Durch den Radius, durch die Ulna, durch keinen von beiden, hingegen durchs Intermedium ist die Axe schon hindurch gelegt worden. Jeder dieser Versuche hat ebenso viel Berechtigung wie ein anderer.

Aus diesen Betrachtungen ergiebt sich, dass eine direkte Ableitung des Cheiropterygiums vom Archipterygium auf die allergrössten Schwierigkeiten stösst. Selbst der einzige scheinbar sichere Punkt, dass das Basale der Ceratodusflosse mit dem Stylopodium zu vergleichen sei, kann mit vollem Recht angezweifelt werden. Das Kriterium ist die Verbindung mit dem Schultergürtel und dieses ist kein untrügliches. Es kann ein Theil aus der Verbindung mit dem Schultergürtel durch einen anderen abgedrängt werden, folglich ist diese Verbindung als solche keine geeignete Stütze für eine Homologie zweier Theile.

Also auch das zweite Objekt kann uns nur wenig Aussicht auf eine glückliche Lösung des Problems eröffnen. Dass ich zum dritten mehr Vertrauen hege, wird dadurch begründet, dass uns die Vergleichung des Skelets vom Crossopterygium und Cheiropterygium sofort einige Punkte der Uebereinstimmung entgegen bringt, welche das von den anderen Objekten Gebotene weit übertreffen. Die Marginalia des Crossopterygium entsprechen in Lage und zum Theil in Form dem Zeugopodium. Mit

der Vergleichung des Mesopterygiums und des Mesopodiums wäre ein neuer Anhaltspunkt gewonnen, dem die Parallele der Actinalia sich anschliessen würde.

Damit sind Punkte gegeben, die es der Mühe werth erscheinen lassen, die anderen fehlenden genauer zu prüfen. Sollte es gelingen, eine befriedigende Ableitung des Stylopodium auf Grund des Crossopterygiums zu geben, so wären die Schwierigkeiten im Wesentlichen gehoben. Aber weder der von EMERY früher, noch der von POLLARD neuerdings gemachte Versuch können befriedigen.

Wir wollen diese Betrachtung hier nur so weit führen, als sie uns die Berechtigung giebt, in eine nähere Vergleichung von Crossopterygium und Cheiropterygium einzutreten. Sollte diese gelingen, so ist es klar, dass damit eine Durchführung der Archipterygiumtheorie auf neuem Wege sich eröffnen würde; denn das Crossopterygium ist ja nur eine Form des Archipterygiums.

Muskulatur, Nerven, Gefässe.

Ebensowenig wie im Skelet bieten die Flossen der Selachier und des Ceratodus in den Weichtheilen Punkte der Aehnlichkeit mit dem Cheiropterygium dar, die derart wären, dass sie zum Versuche einer direkten Ableitung oder Verknüpfung veranlassen könnten.

Die Nerven im Urzustande des Cheiropterygiums müssen, wie wir oben gesehen haben, ein ziemlich einfaches Verhalten dargeboten haben. Eine geringe Anzahl von Spinalnerven (4—5) war an der Versorgung der Gliedmasse betheiligt und die betreffenden ventralen Aeste brauchen keineswegs bereits in vollendeter Weise die Erscheinung eines Plexus dargeboten zu haben. Bedenken wir nun, wie ausserordentlich komplizirt gerade die Nervenversorgung der Selachierflosse erscheint, so müssen wir darin eine bedeutende Schwierigkeit ihrer Verknüpfung mit dem Cheiropterygium erblicken. Nur sehr triftige Gründe, die etwa in der Uebereinstimmung anderer Organsysteme begründet wären, könnten über diese Differenzen forthelfen. Da solche nicht vorhanden sind, so hat der Versuch, die Gliedmassennerven der Landwirbelthiere von den durch Zahl und Verbindungsweise so eigenartig differenzirten Nerven der Selachierflosse herzuleiten, wenig Aussicht auf Erfolg. Auch die Dipnoer scheinen sich in diesem Punkte wenig primitiv zu verhalten. Soweit hier die Verhältnisse bekannt sind, scheint eine Annäherung an den Selachierzustand nahe zu liegen.

Die Brustflosse der Crossopterygier hingegen zeigt uns so einfache Nervenverhältnisse, dass darin eine neue Ermuthigung zur Durchführung einer näheren Vergleichung mit dem Cheiropterygium erblickt werden kann. Jedenfalls tritt kein Punkt hervor, der etwa solche Differenzen darböte, dass durch ihn die Uebereinstimmungen in anderen Punkten als eine illusorische erscheinen müsste.

Dasselbe gilt von der Muskulatur. Bei einer Flosse kann man keine Gliederung in vollständig gesonderte Muskelindividuen erwarten oder verlangen. Aber auch das Cheiropterygium muss einen Vorläufer mit solcher wenig differenzirten

Muskulatur besessen haben. Suchen wir nun bei den Fischen nach Formen, welche einige der früher als wichtig betonten Charakteristika der Cheiropterygium-Muskulatur aufweisen, so werden wir nicht lange in unserer Wahl schwanken können. An der Brustflosse der Crossopterygier ist bereits in den Hauptzügen und in einzelnen ganz bestimmten Punkten die Muskulatur der Landgliedmasse gegeben. Mit Ceratodus und den Selachiern bestehen hingegen nur Aehnlichkeiten der allgemeinsten Art. Mit ersterem kann durch die Crossopterygier eine Vermittlung gewonnen werden, während die Selachier auch hier eine andere Entwickelungsrichtung repräsentiren.

Für die Gefässe der Fischflossen ist das Thatsachenmaterial noch nicht hinreichend gesichert; wir müssen uns daher begnügen, zu konstatiren, dass uns dies Organsystem keinen Hinderungsgrund für eine Vergleichung von Crossopterygium und Cheiropterygium bieten kann, im Gegentheil, der axiale Arterienstamm des letzteren mit seinen perforirenden Aesten findet die schönste Parallele in dem am Crossopterygium sich ergebenden Befunde.

Wir gelangen bezüglich der Flossenbildungen zu dem Ergebniss, dass für das Crossopterygium eine grössere Berechtigung als für die beiden anderen Objekte besteht, zu einer näheren Vergleichung mit dem Cheiropterygium herangezogen zu werden. Dieses Resultat wird durch die Berücksichtigung der gesammten Organisation der Fische und Landwirbelthiere gestützt. Die einseitige Stellung der Selachier wird in neuerer Zeit mehr und mehr gewürdigt. Die Bedeutung dieser Gruppe als einer von ausserordentlich primitiven Zuständen abgezweigten wird hierdurch keineswegs beeinträchtigt, aber dass sie in dieser ihrer primitiven Beschaffenheit eine eigenartige und damit einseitige Entwickelungsbahn eingeschlagen habe, kann nicht geleugnet werden. Dies offenbart sich am Skelet ebenso, wie am Nervensystem oder an den Urogenitalorganen. Um ein mir nahe liegendes Beispiel herauszugreifen, so verhält sich die Wirbelsäule in ähnlicher Weise ursprünglich und doch abgeändert, wie das Flossenskelet. Ursprünglich ist die Persistenz der Chorda und ihrer Scheide; eine ganz für sich stehende Entwickelungsrichtung wird aber durch die Verwendung der Chordascheide zum Aufbau der Wirbelkörper gegeben. In diesem Punkte zeigten die Dipnoer zum Theil eine Vorstufe des Selachierbefundes. Die Ganoiden hingegen verhalten sich primitiver und gestatten direkteren Anschluss an Amphibien. Die weite Divergenz innerhalb der Ganoidengruppe lässt bald in diesen, bald in jenen Punkten die eine oder die andere Form als den Landwirbelthieren näher stehend erkennen. Bezüglich der Wirbelsäulengliederung bietet ja Lepidosteus auffallende Beziehungen zu den Landwirbelthieren dar, in anderen Punkten wiederum sind es die Crossopterygier, welche in vorzüglicher Weise den Amphibienzustand vorbereiten.

Dass in anderen Punkten, wie HUXLEY bezüglich des Hyomandibulare gezeigt hat, die Dipnoer mehr an die Amphibien anknüpfen, kann bei der primitiven Stellung des Ceratodus nicht Wunder nehmen. Die letztere bringt es ganz naturgemäss mit sich, dass eine Form wie Ceratodus nach sehr verschiedenen Seiten hin Beziehungen

offenbart. Aehnliches gilt auch von den Ganoiden. Desshalb wäre es falsch, von dieser oder jener Form behaupten zu wollen, dass sie der Vorfahrenreihe der Landwirbelthiere sehr nahe gestanden habe. So kann ich auch POLLARD nicht beistimmen, wenn er durch die Crossopterygier das Stadium der Selachier mit dem der Amphibien überall zu vermitteln sucht. Jede dieser phylogenetischen Betrachtungen über die Stellung einer Thierform muss durch eine Verallgemeinerung etwas von der in ihr ruhenden Wahrheit einbüssen. Wir müssen uns vorläufig damit begnügen, mit Rücksicht auf die einzelnen Organsysteme in dieser oder jener Form eine Annäherung an den Vorfahrenzustand anderer zu erblicken. Aus diesen Gründen können wir auch die Vergleichung der Extremitäten vornehmen, ohne auf die anderen Organsysteme besondere Rücksicht zu nehmen. Wenn aber in anderen Punkten sich ähnliche Beziehungen zwischen den betreffenden Gruppen offenbaren, wie sie hinsichtlich der Gliedmassen sich aufdrängen, so werden wir darin eine willkommene Ergänzung und Erweiterung der auf dem speziellen Gebiete gewonnenen Anschauungen erblicken können.

Wie die Amiaden in so vielen Punkten zu den Teleostiern überleiten, so scheinen die Crossopterygier mannigfache Beziehungen zu den Landwirbelthieren aufzuweisen. POLLARD hat für mehrere Organsysteme diese Beziehung des Polypterus zu den Amphibien nachzuweisen gesucht, und wenn er auch vielleicht in manchen Punkten in der Verknüpfung dieser Thierformen zu weit gegangen sein sollte, so scheinen mir doch viele seiner Ausführungen beachtenswerth und dürften die Anregung zu eingehender Prüfung des Thatbestandes geben. POLLARD findet solche Aehnlichkeiten zwischen Crossopterygiern und Amphibien hinsichtlich der Visceralmuskulatur, der peripheren Kopfnerven, auch des Kopfskeletes; namentlich die Vergleichung der Kopfknochen von Polypterus mit denen von Stegocephalen sind beachtenswerth*).

Andere von POLLARD nicht erwähnte Punkte betreffen zum Theil allgemeinere, auch anderen Ganoiden zukommende Charaktere, wie z. B. die Beschaffenheit der Urogenitalorgane, welche von dieser Thiergruppe aus weit besser, als etwa von den Selachiern aus zum Amphibienzustand verfolgt werden können. Auch die Eigenthümlichkeiten des Integuments können wir hierher rechnen. Die Schuppen der Ganoiden, namentlich die Cycloidschuppen fossiler Crossopterygier ähneln sehr den Komponenten jenes Schuppenpanzers, welcher uns von den Stegocephalen erhalten ist.

Was die Cirkulations- und Respirationsorgane betrifft, so liegen manche Uebereinstimmungen vor, und keinesfalls treffen wir auf Differenzpunkte, welche etwa einer Verknüpfung der betreffenden Formen grössere Schwierigkeiten in den Weg legten. Die relativ geringere Zahl der Klappen im Bulbus braucht nicht unbedingt als ein Reduktionszustand beurtheilt zu werden; aber auch wenn dies der Fall ist, so ist die Verbindung zwischen Amphibien und Ganoiden näher als mit den Selachiern.

Das Verhalten der Schwimmblase endlich ist für Polypterus sehr bemerkenswerth. Die ventrale Ausmündung der doppelten Blase liefert einen Befund, der zur

*) Vgl. auch die während der Korrektur dieser Arbeit erschienenen Ausführungen G. BAUR's über die Beziehungen der Stegocephalen zu den Crossopterygiern (Anatom. Anz. 1896).

Vergleichung mit Zuständen bei Landwirbelthieren in nicht geringem Grade ermuthigen muss.

IV. Cheiropterygium und Crossopterygium.

Dass die früheren Versuche, eine nähere Beziehung zwischen Crosso- und Cheiropterygium darzuthun und zu verwerthen, wenig Anklang, ja kaum Beachtung gefunden haben, ist begreiflich. Jene Versuche waren äusserst unvollständig und konnten einer strengeren Kritik nicht Stand halten. Damit ein solches Vorgehen mit Erfolg gekrönt werde, ist es einmal nöthig, die Berechtigung der ganzen Fragestellung darzulegen und zweitens auf Grund derselben die Vergleichung bis in die Einzelheiten durchzuführen. Den ersten Theil dieser Aufgabe glaube ich im vorigen Kapitel erledigt zu haben. Der zweite Theil soll jetzt in Angriff genommen werden.

Wir müssen in ganz systematischer Weise die beiden Vergleichungsobjekte prüfen, einmal auf ihre Uebereinstimmungen hin und zweitens mit Rücksicht auf ihre Differenzen. Die letzteren müssen daraufhin untersucht werden, ob sie die Uebereinstimmungen als unwesentliche, als äusserliche und bedeutungslose Aehnlichkeiten zeigen, oder ob sie nur den Ausdruck einer nach verschiedenen Richtungen hin erfolgten Entwickelung darstellen. Die Entscheidung über die Berechtigung unseres ganzen Vorgehens wird also davon abhängen, ob wir die bestehenden Verschiedenheiten in befriedigender Weise erklären und eventuell in tiefer liegende Uebereinstimmungen auflösen können.

Als Vergleichungsmaterial dienen uns auf der einen Seite alle vom Cheiropterygium bekannten Thatsachen, auch die ontogenetischen und palaeontologischen, auf der anderen Seite die Ergebnisse des I. Theils dieser Arbeit über die Anatomie und die am recenten Material zu verfolgende Metamorphose des Crossopterygiums. Gerade letztere wird naturgemäss eine grosse Bedeutung beanspruchen. Die Disposition des Stoffes wird am besten in der gleichen Weise vorgenommen, wie bei den früheren Beschreibungen und Betrachtungen.

A. Aeussere Form und Stellung.

Wenn man einen Polypterus und ein ausgewachsenes Landwirbelthier neben einander legt und die Gliedmassen in der für beide als die primitive nachgewiesenen sagittalen Stellung vergleicht, so möchte vielleicht auf den ersten Blick die Differenz so gross erscheinen, dass ein Suchen nach Uebereinstimmungen als ein völlig vergebliches betrachtet werden könnte. Und doch ist dem nicht so. Es bestehen Uebereinstimmungen nicht geringer Art zwischen beiden. Beide stellen längliche Platten dar, an welchen wir eine laterale und eine mediale Fläche, einen dorsalen und einen ventralen Rand unterscheiden können. Beide heben sich in einer von dorsal nach ventral verlaufenden Linie mit verschmälertem Stiel vom Rumpf ab. Die laterale

Fläche hat bei beiden die Neigung zu leichter konvexer Krümmung, während die mediale mehr platt erscheint. Distal laufen beide in einen platten, annähernd kreisförmig begrenzten Abschnitt aus, dessen periphere Theile keine Muskulatur enthalten, sondern nur durch sehnige Endigungen derselben ausgezeichnet sind.

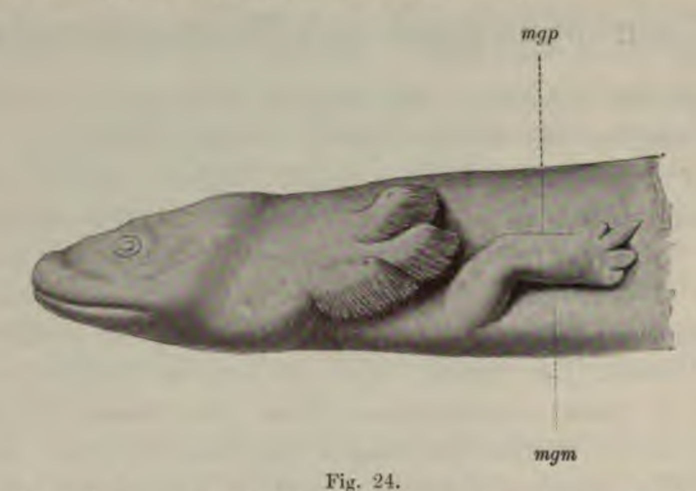


Fig. 24.
Seitliche Ansicht des Vordertheiles von Menobranchus. Die Extremität in der ursprünglichen sagittalen Stellung.

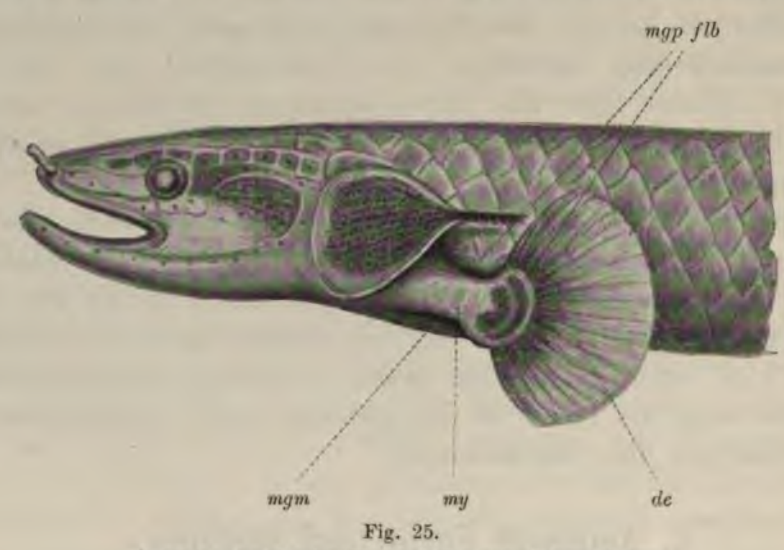


Fig. 25.
Seitliche Ansicht des Vordertheiles von Calamoichthys.

Damit gelangen wir für beide Objekte zu einer Sonderung der ganzen Extremität in einen Myaltheil und einen Dermaltheil. Der letztere wird beim Cheiropterygium durch die distal von den Actinalien gelegene Zone repräsentirt, also diejenige, welche die Phalange enthält. Die Grenze beider Theile haben wir bei dem Crossopterygium als Flossenbogenlinie bezeichnet. Beim Cheiropterygium müssen wir sie die Actinalphalangealgrenze nennen. Vergleichen wir beide mit einander, so ergeben sich sehr merkwürdige Uebereinstimmungen. Wir haben oben die Flossenbogenlinie genau analysirt und sie beim erwachsenen Polypterus als aus

den Theilen von Kreisen mit verschieden grossen Radien zusammengesetzt erkannt. Der propterygiale Theil wies den grösseren Radius als der metapterygiale. Vergleichen wir hiemit die Actinalphalangealgrenze einiger Cheiropterygier, wobei man ganz beliebige Beispiele wählen mag, etwa die Hand einer Schildkröte oder diejenige vom Menschen, so offenbart sich die Uebereinstimmung in frappanter Weise. Auch beim Cheiropterygium sehen wir den flacheren Theil dorsal-propodial gelegen, den steiler abfallenden mesopodial. Wohl könnte diese Uebereinstimmung, wenn sie vereinzelt dastände, als unwesentlich bei Seite geschoben werden. Da sie aber nur eine von vielen ist, so verdient sie Beachtung.

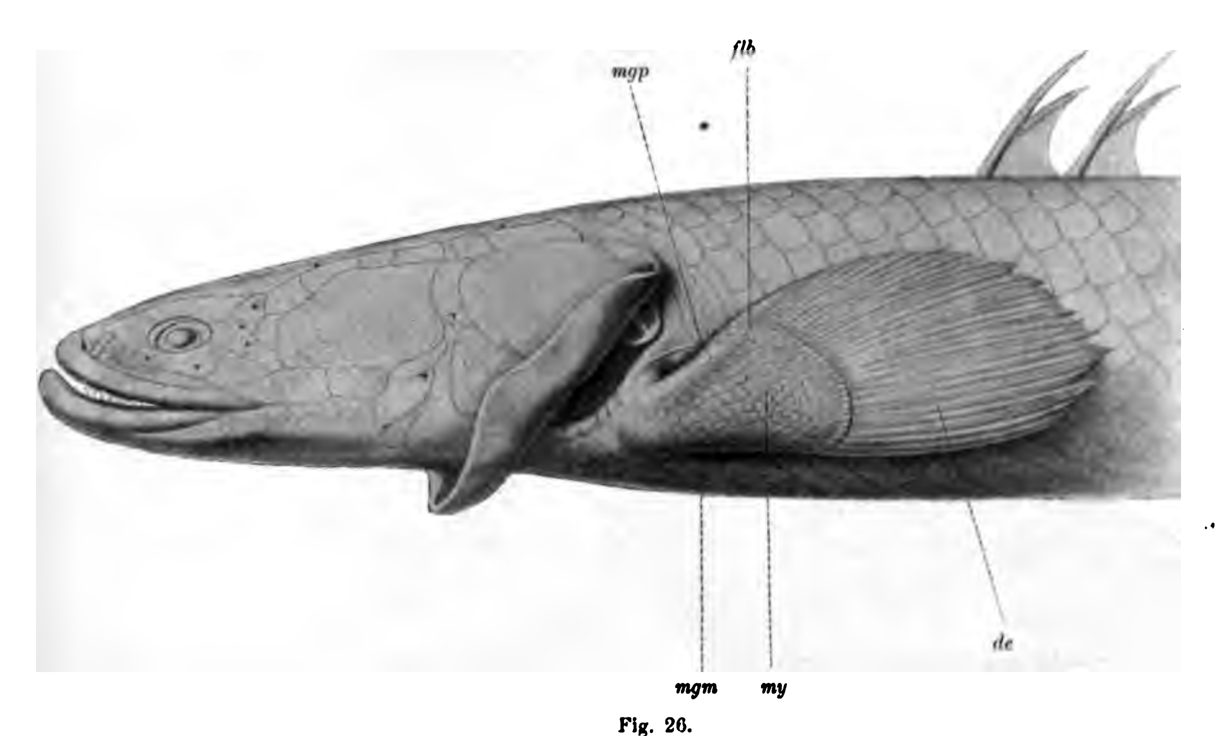


Fig. 26.
Seitliche Ansicht des Vordertheiles von Polypterus.

Uebereinstimmungen ergeben sich ferner in der Art der Bewegungen. Levation, Depression, Abduktion, Adduktion lassen sich bei beiden in gleicher Weise ausführen. Besonders wichtig aber ist die gemeinsame Fähigkeit zu den Drehbewegungen, der Pronation und Supination. Dies sind typische Flossenbewegungen, welche am Cheiropterygium sich zeigen. Auch das Cheiropterygium lässt sich durch übertriebene Pronation in die als Schwimmstellung bezeichnete Lage überführen. Stützt man aber das Cheiropterygium auf und führt dasselbe mit dem Crossopterygium aus, so ergiebt sich eine Uebereinstimmung der „Stützstellung“, die bei einigermassen unbefangener Betrachtung nicht verkannt werden kann. Diese aus Pronation, Abduktion und Extension gemischte Stellung lässt den propterygialen resp. propodialen Rand ganz scharf lateral gewendet erscheinen.

In beiden Fällen ist diese Stützstellung keine ursprüngliche.

Soweit die Uebereinstimmungen, wir kommen jetzt zu den bedeutenden Differenzen.

Das Crossopterygium erscheint ungegliedert und ist nicht wie das Cheiropterygium in einen proximalen und distalen Theil gesondert. Ein Handtheil lässt sich



Fig. 27.
Seitliche Ansicht des Vordertheiles von Menobranchus. Extremität in Stütz-Stellung. *mgp* Margo propodialis.

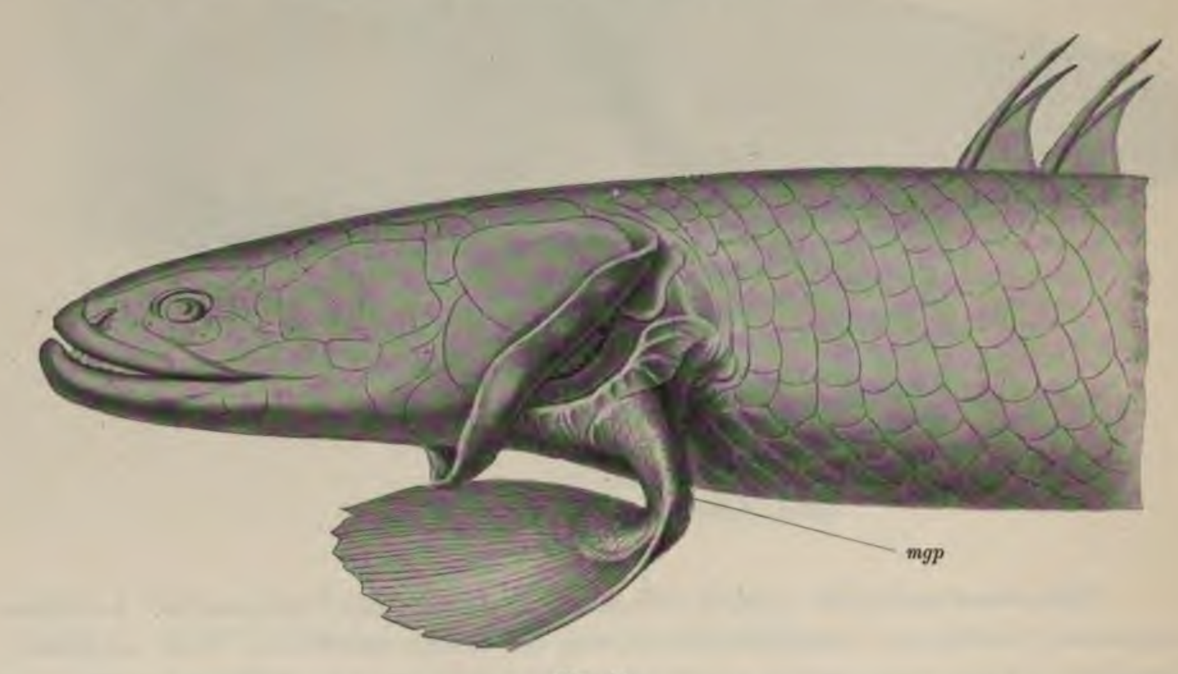


Fig. 28.
Seitliche Ansicht des Vordertheiles von Polypterus. *mgp* Margo propterygialis.

nicht abgrenzen. Die sogenannten Gliedmassenwinkel fehlen gänzlich. Am ehesten könnte man noch die ganze Flosse mit dem distalen Abschnitt des Cheiropterygiums vergleichen, sodass man den Eindruck gewinnen würde, als fehle der Flosse der stylopodiale Theil.

Die Flosse ist ferner dorsoventral viel breiter und in proximodistaler Richtung viel kürzer als die Landgliedmasse.

Lässt sich diese Kluft irgendwie ausfüllen? Giebt es Zustände, welche uns diese Differenzen zu vermitteln und ihre Bedeutung abzuschwächen vermögen? Allerdings ist dies der Fall und zwar in doppelter Hinsicht, einmal von der Seite des Cheiropterygium her und zweitens von der des Crossopterygium.

Die Entwickelungsgeschichte des Cheiropterygiums zeigt uns dasselbe anfangs als eine ungegliederte, streng sagittal gestellte Platte von ausserordentlich flossenähnlicher Beschaffenheit. Für die Amphibien lehren uns dies die Untersuchungen STRASSER's. Aber auch bei höheren Formen geben frühe Stadien Bilder, welche nicht nur an





Fig. 29. Fig. 30.
Zwei Embryonen von Lacerta muralis. Reproducirt nach MOLLIER.

eine Flosse im Allgemeinen, sondern gerade an ein Crossopterygium erinnern. Um dies an einem Beispiel zu erläutern, reproduzire ich zwei Abbildungen, welche MOLLIER kürzlich von der Extremitätenentwickelung der Eidechse gegeben hat. Bezüglich der Fingeranlagen freilich sind diese Zustände nicht so primitiv, wie diejenigen der Amphibien, deren schnell verwachsender II. Finger vielleicht auf die ehemalige Flossenspitze hindeutet; auch das Verhalten einer Schwimmhaut mag nur beiläufig als Flossenähnlichkeit erwähnt werden; die Hauptsache ist, dass die Sonderung der Gliedmasse in einzelne Abschnitte noch so wenig ausgeprägt ist. Im jüngeren Stadium haben wir nur einen proximalen Stiel und eine distale Platte, und dies erinnert sehr an die Crossopterygier; auch die Form des distalen Theiles, die Biegungen der Ränder sind sehr auffallend; sogar die Sonderung im Myal- und Dermaltheil ist äusserlich angedeutet.

Der proximale — der Humerustheil des Armes tritt noch fast gar nicht hervor. Die Hauptmasse der Gliedmasse entspricht dem distalen Theil. Gerade aber in diesem Hauptpunkte, in der unverhältnissmässigen Entwickelung der distalen Partien und dem allmählich erfolgenden Hervortreten des stylopodialen Abschnittes wiederholt uns die Ontogenese des Cheiropterygiums, ein Crossopterygier-Stadium.

Auf der anderen Seite lehren uns die wenigen über die Ontogenese des Crossopterygiums ermittelten Thatsachen, dass dasselbe in frühen Stadien eine grössere Aehnlichkeit mit der Landgliedmasse besitzt, als in den späteren. Hierfür gewinnt der Befund, welcher vom 12 cm langen Calamoichthys auf Textfigur 1 und 17 dargestellt wurde, eine ganz besondere Bedeutung. Hier haben wir nicht nur in der leicht abwärts gerichteten Haltung der ganzen Extremität eine Erinnerung an das Cheiropterygium, sondern auch die Aehnlichkeit der Formen ist bis ins Einzelne eine frappante. Ein schmalerer Theil geht in eine breitere Platte über — ganz wie beim Sauropsidenembryo. Ja sogar die eigenthümliche Umbiegung der Ränder, besonders das Aufsteigen des propterygialen Randes erinnert in merkwürdiger Weise an die Zustände einer Hand.

Diese Eigenthümlichkeiten gehen später bei den Crossopterygiern verloren, und darin prägt sich eine allmähliche Reduktion aus. Man könnte diesen Umstand vielleicht als Einwand gegen die primitive Bedeutung des Crossopterygiums geltend machen und behaupten, die Aehnlichkeit desselben mit dem Cheiropterygium beruhe auf einem näheren Zusammenhange der Vorfahrenreihe von Crosso- und Cheiropterygiern. Diesen Einwand würde ich zum Theil recht gern acceptiren. Ich habe schon erwähnt, dass die fossilen Funde uns nicht die jugendlichen Charaktere des Calamoichthys erklären helfen. Wir können dessen Eigenthümlichkeiten kaum anders begreifen und erklären, als durch die Annahme einer einstmals in der Vorfahrenreihe dieses interessanten Fisches gegebene Annäherung an den Stamm der Landwirbelthiere, eine Vorstellung, die ja mit einigen der oben skizzirten Organisationsverhältnissen gut übereinstimmt.

Aus dieser Annahme einer gewissen Reduktion des Crossopterygiums oder einer einseitigen Fortbildung desselben erwächst aber noch nicht die Berechtigung, ihren primitiven Werth irgendwie anzuzweifeln. Dieser ist durch die palaeontologisch begründete Phylogenese des Organs über jeden Zweifel erhaben. —

So gleichen sich also die Differenzen der Form bedeutend aus und die Annahme, dass sich die Landgliedmasse aus einer dem Crossopterygium ähnlichen Flosse entwickelt habe, trifft auf keine Schwierigkeiten; im Gegentheil, sie wird geradezu postulirt durch die Thatsachen; die spezielle Vergleichung bestätigt das Ergebniss der im vorigen Kapitel angestellten allgemeinen, wonach ganz offenkundige engere Beziehungen vom Cheiropterygium zum Crossopterygium als zu anderen Flossenbildungen bestehen.

B. Skelet.

In der Vergleichung des Skelets lag bisher bei allen die Geschichte der Gliedmassen betreffenden Fragen der Hauptpunkt vor, um den sich die Diskussion bewegte, und auch für unser Problem werden wir dies Organsystem ganz besonders zu würdigen haben.

Für unsere Zwecke haben wir im I. Kapitel eine gründliche Vorarbeit geliefert. Wenn meine Vorgänger auf einem, wie ich glaube, ganz richtigen Wege doch nicht zu rechten Erfolgen gelangen und ihren Ansichten keine allgemeinere Geltung verschaffen konnten, so liegt dies, wie mir scheint, daran, dass sie das Crossopterygium selbst nicht hinreichend genau untersucht haben. Wenn auch nur in beschränktem Maasse, so konnte ich doch einiges über die Geschichte des crossopterygialen Skelets ermitteln, und diese Errungenschaften ebnen uns jetzt in dem schwierigsten Theil der gestellten Aufgabe die Bahn.

Wir folgen dem bisherigen Gang und wollen zuerst die Uebereinstimmungen im Skelet des Crosso- und Cheiropterygiums darthun, sodann mit den Differenzen fertig zu werden suchen.

Die Hauptübereinstimmung an den beiden Objekten, durch welche POLLARD sowohl wie EMERY, und auch ich — unabhängig von den beiden anderen — auf unser Problem gebracht wurden, eine Uebereinstimmung, von der man sich wundern muss, dass sie nicht schon öfter zu ähnlichen Betrachtungen angeregt hat — ist das Vorhandensein zweier Randstücke in ähnlicher Beschaffenheit und in gleicher Lage.

Ein dorsales Stück korrespondirt dem Propodium (Ulna, Fibula), ein ventrales dem Metapodium (Radius, Tibia). In beiden Fällen haben wir es mit länglichen Skeletstücken zu thun, die in dem erwachsenen Crossopterygier-Zustand vollkommen an den embryonalen der Cheiropterygier erinnern.

Bereits oben habe ich darauf hingewiesen, dass ich, was die Parallelisirung der Stücke mit einander betrifft, mich ganz auf die Seite POLLARD's gegen EMERY stelle. Letzterer wollte den Radius im Propterygium, die Ulna im Metapterygium erkennen. Diese Auffassung entspringt aber aus einer falschen Vorstellung von der ursprünglichen Haltung der Landgliedmasse. Man muss konsequenter Weise das dorsale Stück mit dem dorsalen, das ventrale mit dem ventralen vergleichen, und so ergiebt sich die Beziehung des Propodiums zum Propterygium, des Metapodiums zum Metapterygium. Dass ich dieselben nicht mit einander homologisire, brauche ich wohl kaum zu betonen. Ich spreche zunächst nur von Beziehungen, inwieweit dieselben auf Homologie beruhen, wird sich später zeigen.

Die Uebereinstimmung der Marginalia mit den Komponenten des Zeugopodiums offenbart sich weiterhin in ihrer Beziehung zu einem dritten plattenförmigen Skelettheil, welchen sie mit ihren distalen Enden zwischen sich fassen. Ihn haben wir konsequenter Weise offenbar dem Mesopodium (Carpus, Tarsus) zu vergleichen. Alle Differenzen bei Seite lassend, heben wir die Uebereinstimmung hervor, dass Mesopterygium und Mesopodium plattenartige Skeletmassen sind, dass sie distal Strahlen

tragen, dass sie proximal mit einer Spitze zwischen die Marginalien resp. die Theile des Zeugopodiums einragen, und dass sie hier zu einem derselben eine nähere Beziehung bekunden als zum anderen. Ich muss hier auf die eigenthümliche Beziehung des Intermediums — das für uns hier weiter nichts bedeutet, als den proximalen Theil des Mesopodiums — zum Propodium zurückkommen. Dieser Anschluss der Skelettheile an einander war von GEGENBAUR zuerst betont und in hervorragender Weise zur Lösung der Gliedmaassenfrage herangezogen worden. Es würde ein Mangel sein, wenn wir diese Beziehung nicht auch beim Crossopterygium darthun könnten. Dies ist nun in einer ganz ausgezeichneten Weise möglich. Alle Thatsachen, welche ich oben im descriptiven Theil über den innigen Anschluss des Propodium ans Mesopodium mitgetheilt habe, gewinnen durch die Verknüpfung mit ähnlichen Vorkommnissen am Cheiropterygium eine erhöhte Bedeutung. Wir sahen diese Beziehungen bei den Crossopterygiern so innige werden, dass es bei Calamoichthys zu einer zeitweisen Verschmelzung des Knorpelmateriales der beiden Skelettheile kam. Wenn auch beim Cheiropterygium eine solche nicht gerade sich zeigt, so ist doch die enge Anlagerung des Intermedium ans Propodium ganz evident, für Amphibien, Sauropsiden (z. B. Chelonier!) und Mammalia in gleicher Weise dargethan.

Auch das Grössenverhältniss von Zeugopodium zu Mesopodium ist, wenn wir die Urodelen betrachten, annähernd das Gleiche, denn bei den niederen Amphibien hat letzteres einen relativ sehr bedeutenden Umfang.

Gehen wir weiter, so eröffnet sich eine neue und höchst einleuchtende Parallele zwischen den Actinalien in beiden Gruppen. Hier liegen die Verhältnisse so klar zu Tage, dass ich mich nicht gescheut habe, von vornherein gleich dieselbe Benennung für beide Gruppen von Skelettheilen einzuführen.

Die Metacarpalien und Metatarsalien stellen längliche Skeletstücke dar mit pericostaler Knochenhülse und knorpeligen Epiphysen, ontogenetisch allgemein den Zustand der Crossopterygier rekapitulirend.

Distal von den Actinalien treffen wir knorpelige Skeletstücke, welche bei beiden Objekten in ihrem genetischen Zusammenhang mit den Actinalien erkannt worden sind. Für die Epactinalia kann keine andere Möglichkeit ihrer Herkunft bestehen und für die Phalangen ist der genetische Zusammenhang mit den Metacarpalien embryonal erwiesen (LEBOUCQ).

Die Reihe der Actinalien wird an den Rändern abgeschlossen durch knorpelige Skeletstücke, welche wir bei den Crossopterygiern als die Epimarginalia bezeichnet haben. Treffen wir nun beim Cheiropterygium auch diese beziehbaren Bildungen an? Dies ist der Fall, und ich erblicke einen der grössten von EMERY erzielten Fortschritte darin, dass er das Verhalten dieser Randpartien des Cheiropterygiums zur Aufstellung eines neuen Gesichtspunktes in die so viel diskutirten Fragen des Praepollex und Postminimus gebracht hat. Hier, wo wir nur die gröbsten Uebereinstimmungen betonen wollen, sei nur hervorgehoben, dass sich die Homologa der Epimarginalia im Pisiforme und im sogenannten Radiale externum, oder im radialen Sesambein wiederfinden. Eine genauere Erörterung gerade dieser Punkte müssen wir weiter

unten vorbringen. Es handelt sich hier um Punkte, deren spezielle Durchführung nur dann einen Sinn hat, wenn das ganze Gebäude auf festem Boden ruht. Ist es alsdann möglich, auch bezüglich solcher Einzelheiten, die sich aus dem Ganzen ergebenden Fragestellungen in befriedigender Weise zu lösen, so liegt darin eine vorzügliche Bestätigung für die Richtigkeit des ganzen Vorgehens, während die Nichtdurchführbarkeit dieser speziellen Vergleichung noch nicht für oder gegen die Richtigkeit des ganzen Problems von entscheidender Bedeutung werden könnte.

Ueberblicken wir das Bisherige, so müssen wir die weitgehende Uebereinstimmung zwischen Crosso- und Cheiropterygium voll anerkennen. Wir haben im ersteren alle Bestandtheile des letzteren bis auf einen — das Stylopodium. Könnten wir auch dessen Homologen nachweisen, so müsste auch der hartnäckigste Zweifel an der Vergleichbarkeit der beiden Objekte verstummen. Zu dieser Hauptdifferenz kommt eine sehr grosse Zahl weiterer tiefgreifender Verschiedenheiten, welche alle bisher besprochenen Theile betreffen.

Ueber diese Nebendifferenzen zu diskutiren hat keinen Sinn, wenn nicht im Hauptpunkte die Vermittelung angebahnt wird. Bleibt letztere aus, so haben alle übrigen Aehnlichkeiten gar keine Bedeutung.

Daher müssen wir uns in erster Linie auf die Frage nach der Homologie des Stylopodiums (Humerus, Femur) werfen.

Meine Vorgänger haben zwei Wege eingeschlagen, um diesen schwierigsten Punkt der Vergleichung zu eliminiren. Die ältere EMERY'sche Auffassung war entschieden besser, als die zweite von POLLARD aufgestellte und dann von EMERY übernommene. Die erste suchte den Humerus in der Extremität selbst und dies ist ein guter und richtiger Gedanke; die andere Idee aber, dass das Stylopodium im Schultergürtel des Polypterus stecken soll, ist völlig unbegründet und involvirt die allergrössten Schwierigkeiten. Wenn jemand die Ansicht verfechten will, dass der Schultergelenkkopf den Humerus repräsentirt, so muss er, wenn auch nur theoretisch, verständlich zu machen suchen, wie denn dieser Theil sich aus dem primären Schultergürtel herausgeschält hat. — Dinge, die sich gar nicht begreifen lassen und welche mit den entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen in völligem Widerspruch stehen. Diese lehren uns, dass bei den Amphibien das Stylopodium von vornherein in Zusammenhang mit dem Zeugopodium angelegt wird.

In dieser Hinsicht haben wir durch GOETTE vollkommen Aufschluss erhalten und seine Angaben scheinen mir trotz der ein wenig abweichenden Mittheilungen STRASSER's doch maassgebend zu sein. Vom Schultergürtel ist die Anlage des Humerus schon sehr frühzeitig völlig getrennt, was auch durch STRASSER betont wird. Hingegen hängt die Anlage des Stylopodiums mit dem Zeugopodium zusammen. STRASSER betrachtet das Bindeglied beider nur als eine dichte Zellmasse, welche nicht in Knorpel übergehen soll. GOETTE hingegen äussert sich bestimmter: „Das distale Ende der Humerusanlage geht kontinuirlich in eine ebensolche dichte und dunkle Zellenmasse über, woraus die erste anfangs bestand. Diese Gewebsverdichtung setzt sich aber nun nicht einfach axial fort, sondern tritt in zwei Aeste auseinander“ etc. — Diese gehen bogenförmig auseinander und vereinigen sich distal wieder — sie stellen die

Anlage von Ulna und Radius dar. Weiter heisst es: „Die Humerusanlage und die beiden von ihm ausgehenden Aeste kann ich daher nicht als völlig unabhängig von einander auftretende Bildungen ansehen.“ Wenn bei der Verknorpelung sich frühzeitig eine Unterbrechung derselben im Bereich der Ellenbogengelenke markirt, so erblickt GOETTE darin mit Recht eine sekundäre Erscheinung, wie sie bei der Abgliederung anderer ursprünglich kontinuirlicher Knorpeltheile sich gleichfalls findet. Für die hintere Extremität gelten die gleichen Befunde. Eine vorzügliche Bestätigung der gemeinsamen Anlage vom Stylo- und Zeugopodium wird ferner gegeben durch die Resultate der GOETTE'schen Versuche über die Regeneration des Extremitätenskelets einiger Urodelen, bei welchen die embryonalen Vorgänge vollständig wiederholt werden, aber in Anbetracht der weiter vorgeschrittenen Differenzirung der Gewebe noch viel deutlichere Bilder ergeben.

Durch diese ontogenetischen Befunde werden die Vermuthungen über die Vorgeschichte des Stylopodiums in bestimmte Bahnen gelenkt, und es wird uns dadurch die Prüfung des anderen Objektes des Crossopterygiums erleichtert. Prüfen wir dieses jedoch zunächst ganz unabhängig von den Befunden am Cheiropterygium, so würden sich theoretisch verschiedene Möglichkeiten eröffnen, um den Verbleib, resp. das Fehlen eines Stylopodiums zu erklären.

Aus der Vorgeschichte des Crossopterygiums ergiebt es sich, dass die knorpelige Stammplatte ursprünglich eine weiter proximal reichende Ausdehnung besessen haben muss, als dies im recenten Zustand der Fall ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass einst das Mesopterygium bis zum Schultergürtel gereicht hat und erst durch die Marginalia davon abgedrängt worden ist. Aus diesen Thatsachen konnte man eine Hypothese über die Phylogenese des Stylopodiums aufbauen. Man könnte sagen, dass jener alte Zustand, wo das Metapterygium noch den Schultergürtel berührt, das gemeinsame indifferente Stadium darstellt, von welchem aus Crosso- und Cheiropterygium sich nach verschiedenen Richtungen hin entwickelt hätten. Während es beim Crossopterygium zu einer vollständigen Verdrängung des Mesopterygiums durch die Marginalia kam, hätte sich in der Vorfahrenreihe der Cheiropterygier ein ähnlicher Prozess in den Anfängen angebahnt, um jedoch auf halbem Wege eine andere Richtung einzuschlagen. Es wäre ein Stück des Mesopterygiums am Schultergürtel verblieben, während ein anderes distalwärts von den Marginalien verdrängt und vom proximalen vollständig gesondert worden wäre. Also eine Zerlegung der Stammplatte in zwei Theile müsste angenommen werden.

Diese Theorie hat auf den ersten Blick manches für sich, und ich neigte mich anfangs der Annahme einer solchen „Humerocarpalplatte“ zu. Dieselbe hätte auch den Vorzug, dass die bisher allgemein acceptirte Homologie des Basale der Ceratodusflosse mit dem Stylopodium ungestört bestehen bliebe.

Es fragt sich nun, inwieweit die Thatsachen eine Stütze für diese Ansicht zu liefern vermögen. Bezüglich des Crossopterygiums hoffte ich weiterzukommen durch die Untersuchung des jüngsten Stadiums und erwartete hier ein weiter proximales Vorragen des Mesopterygiums zwischen den Marginfalien zu finden. Aber die

Thatsachen lehrten, dass davon gar nicht die Rede sein kann. Schon in diesem jüngsten Stadium besteht eine beträchtliche Entfernung des Mesopterygiums vom Schultergürtel. Der Zustand des alten Crossopterygier muss also in der Reihe der Polypterinen schon sehr lange zu Gunsten des recenten umgewandelt worden sein. Ja, die Thatsachen zeigten in manchen Punkten das Gegentheil des Erwarteten. Das Mesopterygium dehnt sich nach allen Seiten im Laufe der Entwickelung stärker aus, schiebt sich sogar proximal wieder mehr vor. In dieser Richtung also waren die Versuche vergeblich und man musste sich fragen, ob die Ontogenese des Cheiropterygiums oder sonstige Befunde bei Landwirbelthieren besseren Aufschluss bieten würden. Von erwachsenen Zuständen könnten etwa Fälle, wo das Intermedium mit dem Humerus in naher örtlicher Beziehung steht, herangezogen werden, doch mit wenig Glück. Solche Fälle beschränken sich auf Enaliosaurier und stehen auch hier ziemlich vereinzelt. Dass aber diese alte Reptiliengruppe nur mit der grössten Vorsicht bei phylogenetischen Fragen der Gliedmasse verwerthet werden können, wird wohl nur noch von wenigen bezweifelt werden. Die rein sekundäre, in den Cetaceen eine Parallelerscheinung findende Umbildung des Enaliosaurier-Cheiropterygiums tritt zu deutlich hervor. Aber selbst angenommen, diese Formen seien primitiv, so ergiebt sich bei ihnen nichts, was auf eine ehemalige Kontinuität des Mesopodiums mit dem Stylopodium zu beziehen wäre.

Das gleiche negative Ergebniss liefert uns die Ontogenese. Die beiden Glieder des Zeugopodium divergiren gleich zu Anfang sehr stark vom Stylopodium aus. In der Mitte zwischen ihnen findet sich kein Skelettheil, welcher etwa die proximale Spitze des Intermedium mit dem Humerus in Verbindung setzte; ja diese proximale Spitze des Intermedium ist nicht einmal gegen das Stylopodium, sondern gegen das Propodium hin gerichtet. Von welcher Seite also auch diese Richtung der Lösung unseres Problems versucht wird, — überall ergiebt sich dasselbe negative Resultat.

Prüfen wir nun das Crossopterygium darauf hin, ob es nicht eine besser mit der Ontogenese des Cheiropterygiums harmonirende Lösung des Resultats gestattet. Suchen wir nach einem einheitlichen Theil, welcher einerseits die Bedingung erfüllt, dass er mit dem Schultergürtel sich verbindet, andererseits mit den Marginalien in kontinuirlicher Verbindung steht — so ergiebt sich ein solcher Skelettheil leicht in Form jenes Processus styloides marginalium, auf welchen ich im deskriptiven Theil ausdrücklich die Aufmerksamkeit gelenkt habe.

In diesem Theil erblicke ich das Homologon des Stylopodium.

Die Uebereinstimmungen beider sind sehr bemerkenswerth. Der Processus styloides greift, wie das Stylopodium, in eine vom Schultergürtel gelieferte Vertiefung ein. Er findet sich dabei auf der medialen Seite des Gelenkes, und auch dieser Punkt ist wichtig. Denken wir uns den Fortsatz stärker entwickelt, so würde er von den Marginalien aus in medialer Richtung gegen den Rumpf sich erstrecken, und damit ist die ursprüngliche Haltung der beiden Abschnitte des Cheiropterygiums schon im Keime angebahnt.

Gegen diese weitgehenden Uebereinstimmungen treten die Differenzen in den Hintergrund. Dass das Volumens-Verhältniss ein so sehr verschiedenes ist, wird kein erfahrener Morphologe in die Wagschale werfen wollen. Es ist wohl keine allzu schwere Vorstellung, dass solcher anfangs an Masse geringer Theil unter geänderten Bedingungen namentlich durch die Modifikation der mechanischen Verhältnisse des Schultergelenkes zu viel bedeutenderen Dimensionen heranwächst. Das Nähere dieses Umwandelungsprozesses werden wir im Schluss-Kapitel beleuchten.

Ebensowenig kann die mangelnde Selbstständigkeit dieses Skelettheils als Gegengrund gegen meine Ansicht angeführt werden; denn ontogenetisch treffen wir ja beim Cheiropterygium dasselbe. Mit der Verlängerung und Abgliederung dieses anfangs unbedeutenden Knorpelstückes hat es auch allmählich seine selbstständige Ossifikation erhalten.

Ich gelange somit zu einem bestimmten Ergebniss über die Entstehung des ersten proximalen Stückes der Landgliedmaasse: Das Stylopodium (Humerus, Femur) ist ein Produkt der Komponenten des Zeugopodium (Ulna, Radius—Tibia—Fibula). Es ist von diesen aus entstanden durch allmähliche Verschmelzung der proximalen Epiphysen an ihren medialen Theilen und hat erst allmählich die Verbindung mit dem Schultergürtel übernommen. Nunmehr haben wir festen Boden für die Vergleichung auch der übrigen Theile unserer beiden Objekte gewonnen. Die Marginalia sind offenbar nicht, wie meine Vorgänger annehmen, dem Zeugopodium homolog, wenigstens nicht komplet homolog. Das Propterygium ist homolog dem Propodium (Ulna, Fibula) plus einem Theile des Stylopodium (Humerus, Femur). Desgleichen ist das Metapterygium homolog dem Metapodium plus einem Theile des Stylopodium.

Das Schultergelenk des Crossopterygium entspricht keineswegs, wie Pollard und Emery meinen, dem Ellbogengelenk, letzteres ist vielmehr noch gar nicht gebildet. Die Schultergelenkpfanne der Landwirbelthiere entspricht der tiefen, medial vom Schultergelenkkopf des Polypterus gelegenen Einziehung.

Nach dieser Beseitigung des schwierigsten Punktes ist es gestattet, die vorher nur angedeuteten Beziehungen auch offen als Homologien anzuerkennen. Es bleibt uns dies noch übrig für die distalen Theile.

Das Mesopterygium ist homolog dem Mesopodium.

Die Actinalia sind homolog den Actinalien.

Die Epactinalia sind homolog den Phalangen.

Die Epimarginalia sind homolog jenen kleinen Skeletbildungen, welche den Radial- und Ulnarrand der Hand auszeichnen: Das Epimarginale propterygiale dem Pisiforme, das Epimarginale metapterygiale dem sogenannten „Radiale externum“ oder dem radialen Sesambein.

Wir müssen jetzt dazu übergehen, die Differenzen der einzelnen Theile einer genauen Prüfung zu unterziehen. Für das Stylopodium ist das genügend geschehen, wir kommen nun zum Zeugopodium. Wir sehen hier ab von der inkompleten Homo-

logie derselben mit den Marginalien. Die letzteren sind, wie wir gesehen haben, bei den Crossopterygiern ungleich lang, darin liegt eine Verschiedenheit vom Cheiropterygium vor. Von zwei Seiten her wird diese Differenz verringert. Einmal scheint mir nach GOETTE's Abbildungen die Ulna auch embryonal etwas kürzer zu sein als der Radius und erst mit dem Auswachsen des Olecranon denselben zu übertreffen. Zweitens fanden wir bei den Crossopterygiern bereits eine Entwickelungsbahn angedeutet, in welcher die Verschiedenheit der Länge sich mehr und mehr ausgleicht.

Die Stellung der beiden Knochen zu einander ist eine etwas differente. Bei den Landwirbelthieren stehen sie einander parallel, beim Crossopterygium divergiren sie. Abgesehen davon, dass dieser Unterschied mit der Veränderung anderer Theile zusammenhängt und durch diese hinreichend erklärt wird, bietet das frühe embryonale Bild von Ulna und Radius (vgl. z. B. GOETTE, Taf. I Fig. 1) eine sehr beachtenswerthe Divergenz der proximalen Theile von Pro- und Mesopodium dar, in welcher man die Erinnerung an eine früher bestehende andere Lagerung erblicken könnte.

Die grössten Differenzen nächst dem Stylopodium bieten uns Mesopterygium und Mesopodium dar.

Während das Erstere eine kontinuirliche Knorpelmasse darstellt, in welcher eine Ossifikation auftritt, begegnet uns das Mesopodium als ein aus zahlreichen, wohl gesonderten Knochenbildungen bestehender Komplex. Auch die Lagerung der Theile ist eine ganz verschiedene. In einem Falle treffen wir die Skeletplatte zwischen den Marginalien an, in anderen Fällen mit der Hauptmasse wenigstens, distal vom Zeugopodium.

Dass die Zahl der die Platte durchbohrenden Foramina Mesopterygii nicht die gleiche zu sein scheint wie im Mesopodium, dürfte wohl nicht ins Gewicht fallen gegenüber der schon von EMERY betonten Uebereinstimmung, welche an und für sich im Vorkommen dieser Gefässlöcher gegeben ist.

Sehen wir zu, wie sich die Verschiedenheiten erklären lassen.

Die verschiedene Lagerung von Mesopodium und Mesopterygium kann nicht als Einwand gegen unsere Aufstellung angeführt werden; denn sie ist etwas Relatives, dessen allmählich sich vollziehende Aenderungen sich deutlich nachweisen lassen, sowohl bei Cheiro- wie bei Crossopterygiern.

Was die letzteren betrifft, so kann ich auf die ausführliche Begründung der Annahme einer distalen Verschiebung des Mesopterygiums im deskriptiven Theil dieser Arbeit verweisen.

Dieser Prozess beginnt schon mit der Verdrängung des Mesopterygiums, aus dem Bereich des Schultergürtels durch die Marginalien. Er lässt sich weiterhin ganz deutlich verfolgen an der distalen Verschiebung des actinalen Mesopterygiumrandes, welcher sich über das Niveau der Marginalien hinaus verlagert.

Mehrere Zustände, die in verschiedenen Stadien auftraten, mit einander kombinirt, ergaben das vollständige Bild einer mit proximaler Reduktion verbundenen distalen Verschiebung der ganzen Skeletplatte (s. o. Theil I). Dabei bleibt die nähere Beziehung derselben zum Propterygium gewahrt, und dies sehen wir auch für das

Propodium erhalten in jenem späteren Stadium des ganzen Vorganges, welches uns durch die Amphibien repräsentirt wird. Auch hier liegt ja noch ein nicht unbeträchtlicher Theil des Carpus zwischen den Theilen des Zeugopodium; das Endstadium des Prozesses ist noch nicht erreicht, wir sehen vielmehr noch eine Fortsetzung dieses Verlagerungsvorganges auf der zu den höheren Wirbelthieren führenden Bahn vollzogen und zwar in höherem Maasse am Carpus als am Tarsus.

Dass manche vermittelnde Stadien vermisst werden, kann nicht verwundern. Die Hauptsache bleibt, dass wir schon bei den Crossopterygiern eine Entwickelungsrichtung nachweisen können, als deren Konsequenz sich der Befund am Mesopodium der Landwirbelthiere mit Nothwendigkeit ergiebt.

Auch die andere Differenz zwischen Mesopterygium und Mesopodium lässt sich in befriedigender Weise aufklären.

Die Einheitlichkeit des Mesopterygiums ist schon bei den Crossopterygiern keine vollständige. Abgesehen davon, dass in der Vorfahrenreihe der recenten Formen sehr wohl bereits Differenzirungen einzelner Stücke des Mesopterygiums bestanden haben mögen und dass die Foramina Mesopterygii auf solche hinweisen könnten, prägt sich, wie ich oben gezeigt habe, in der Stellung der Knorpelzellen eine beginnende Differenzirung aus, indem das vollständig gleichartige Verhalten aufgegeben wird. Auch das Auftreten der einen Ossifikation zeigt immerhin eine Besonderheit der Fortentwickelung, wenn auch darin nicht an die Zustände des Cheiropterygiums sich eine Anknüpfung bietet. Die letztere möchte ich in einem gemeinsamen Urzustand vollständiger, gleichmässiger Entfaltung im ganzen Bereich des Mesopterygiums resp. Mesopodiums erblicken. Dass ein solcher für die Landwirbelthiere angenommen werden darf, geht aus ontogenetischen und aus paläontologischen Thatsachen hervor.

Es ist auffallend, dass das Verhalten der fossilen Formen bisher für die Geschichte des Carpus und Tarsus gerade in einem sehr wichtigen Punkte keine Verwerthung gefunden hat. Wenn derselbe auch negativer Natur ist, so wirft er doch Licht auf das Verhalten des Mesopodiums der Stegocephalen, deren ungeheure Bedeutung für die Stammesgeschichte der Amphibien und Sauropsiden niemand mehr bezweifelt. Nach den übereinstimmenden Angaben von CREDNER und FRITSCH, auf deren schöne Darstellungen ich verweise, war der Carpus und Tarsus vieler Vertreter dieser Thiergruppe vollständig knorpelig.

So zeigt es FRITSCH bei Branchiosaurus salamandroides (Fauna der Gaskohle I, 1. Taf. 5), Limnerpeton obtusatum (I, 3. Taf. 35), Amphibamus grandiceps (I, 2. pag. 93), Melanerpton pulcherrinum (I, 2. Taf.14) u. a.

Die Erscheinung, dass bei allen diesen Formen sich keine Knochenmassen im Bereich des Mesopodiums erhalten haben, kann nicht anders gedeutet werden, als dass hier eben keine solchen bestanden haben; sind doch alle übrigen, zum Theil sehr geringen Knochenmassen an den Actinalien und Phalangen auf's Beste konservirt. So sagt auch CREDNER von Branchiosaurus ausdrücklich, dass die Hand-

wurzel vollständig knorpelig war. „Aus diesem Grunde entspricht ihr, überall wo einigermaassen erhaltene Vorderextremitäten vorliegen, ein Zwischenraum von etwa 2 mm Länge zwischen Fingern und Carpalende der Unterarmes.“ Dasselbe gilt vom Tarsus. (Zeitschr. der deutschen geol. Ges. XXXIII, pag. 323.)

Diese Beispiele werden genügen, um die rein knorpelige Beschaffenheit des Carpus und Tarsus in einer gar nicht so sehr weit zurückliegenden Vorfahrenperiode der Landwirbelthiere darzuthun.

Freilich können wir uns an diesen Objekten kein Urtheil bilden über die Beschaffenheit dieser Knorpelmasse im Einzelnen. Es könnten ja die späteren Knochen des Mesopodiums bereits vollständig in knorpeliger Materie von einander gesondert aufgetreten sein. Ich wollte aber eine vollständig kontinuirliche Knorpelmasse als Ausgangspunkt darthun.

In dieser Hinsicht ergänzen die ontogenetischen Untersuchungen STRASSER's in ausgezeichneter Weise die paläontologischen Urkunden. Bezüglich des Carpus möchte ich den Angaben STRASSER's vor denen GOETTE's den Vorzug geben.

Letzterer lässt von vornherein den Carpus in Form einzelner Knorpelsäulen hervorwachsen, welche von einander ganz getrennt sein sollten. STRASSER aber konnte vermittelst einer sehr empfindlichen Färbemethode, durch welche auch ganz geringe Spuren von Knorpelsubstanz sich nachweisen liessen, den Nachweis erbringen, dass sich zwischen diesen Knorpelsäulen noch ein zartes Netzwerk von Knorpelgrundsubstanz befindet; er kommt daher mit Recht zur Annahme einer vollständig kontinuirlichen Knorpelanlage von Carpus und Tarsus und betont die darin sich ausprägende Aehnlichkeit mit einer Flosse, in welcher eine kontinuirliche, von Gefässlücken durchbohrte Gewebsplatte bestand. Schöner kann die Beziehung der Urodelen-Ontogenese zu einem Crossopterygierstadium gar nicht dargethan werden.

In dieser Masse haben sich erst allmählich die einzelnen Theile des Carpus und Tarsus von einander gesondert, wobei den Gefässen eine gewisse leitende Rolle zuzukommen scheint.

Die Ausprägung der Skeletstücke in jene Reihen, welche bei den früheren Gliedmassentheorien eine so grosse Rolle spielten, tritt in früheren Stadien weniger deutlich hervor als später.

Mit der Annahme, dass erst allmählich und ziemlich spät sich im Carpus und Tarsus jene Differenzirungen vollzogen haben, welche den typischen Befund der Mesopodiumknochen liefern, stimmt auch das Verhalten derselben in späteren Zuständen sehr gut überein. Abgesehen von der grossen Neigung der einzelnen Stücke, mit einander zu verschmelzen, während derartige Vereinigungen zwischen Carpus und den angrenzenden Theilen nicht vorzukommen pflegen — eine Erscheinung, welche wohl als eine Art Rückkehr zu dem schon vorher einmal vorhandenen Zustand aufzufassen sein dürfte, ist es die grosse Inkonstanz der Zahl der Carpalien und Tarsalien, welche sich nun leicht erklärt. Namentlich die Erscheinung einer sekundären Vermehrung der Carpalien (FÜRBRINGER) stimmt viel besser mit der Annahme einer all-

mählichen Sonderung dieser Skeletstücke aus gemeinsamer Anlage überein, als mit der Auffassung eines jeden dieser Knochen als ganz primitiver Bildungen. Ich kann daher auch den auf die Duplicität der Centrale sich gründenden Anschauungen keine unbedingte Bedeutung zuerkennen.

Wir kommen zum letzten Abschnitt der Gliedmasse. Die im Bereiche der Epactinalia vollzogenen Aenderungen mochte ich ebenso wie die Frage der Umgestaltung des Dermaltheiles nicht ausführlicher behandeln. Dass hier bedeutende Veränderungen mit der Aenderung des Aufenthaltes von Wasser zu Land sich vollziehen mussten, liegt auf der Hand. Niemand aber wird aus der Unmöglichkeit, diese Dinge im Einzelnen zu verfolgen, einen Einwand gegen die Richtigkeit unserer ganzen Theorie gestalten wollen. Auf diesen Punkt, sowie auf die funktionelle Seite aller bisher behandelten Umgestaltungen werde ich im Schlusskapitel noch zurückkommen.

Wir begnügen uns also, zu konstatiren, dass von den Actinalien aus sich eine reichere Knorpelproliferation vollzogen hat, welche wie bei den Crossopterygiern die (manchmal doppelten) Epactinalien, so bei den Landwirbelthieren die knorpelige Grundlage der Phalangen hat hervorgehen lassen.

Viel wichtiger sind die Veränderungen, welche die Actinalia erfahren haben müssen. Freilich bezüglich der ganzen Formation dieser Theile und ihrer Anordnung zu distalen überwiegen, wie wir gesehen haben, die Uebereinstimmungen weit die Differenzen. Die bedeutende Grössendifferenz der Metacarpalien und Metatarsalien von den Gliedern des Zeugopodium, welche wir in der höheren Abtheilung auftreten sehen, erweist sich von mehr als einer Seite her als eine ganz sekundäre Erscheinung.

Wir konnten bei den Crossopterygiern die allmählich zunehmende Differenz zwischen Marginalien und Actinalien nachweisen. Polypterus bot die niedere, Calamoichthys die weiter entwickelten Zustände dar. Der Unterschied wird schliesslich sehr bedeutend. Selbst wenn wir berücksichtigen, dass die Marginalien in Vergleichung mit den Landwirbelthieren nicht genau dem Zeugopodium entsprechen, so ist dennoch die Verschiedenheit der Länge der betreffenden Skelettheile relativ viel grösser als bei den niedersten Cheiropterygiern. Bei vielen Amphibien und Stegocephalen sind die Metacarpalien resp. Metatarsalien gar nicht sehr viel kürzer als die Knochen des Zeugopodiums. Wichtiger ist die Verschiedenheit der Zahl und der Anordnung.

Was zunächst die Zahl betrifft, so ist sie schon bei den Crossopterygiern keine fest bestimmte. Bei Polypterus ist sie grösser als bei Calamoichthys. Wie in so vielen anderen Punkten bezeichnete letztere Form das spätere Stadium eines Umbildungsprozesses, der sich am Crossopterygium vollzog, und den ich bereits im deskriptiven Theil in seine weiteren Konsequenzen verfolgt habe. Indem ich dies auch bezüglich der Actinalia that, gelangte ich ganz naturgemäss zu einem Zustande, wo nur noch wenige Strahlen dem Rand des Mesopterygium resp. nunmehr Mesopodium ansitzen; aber für diese wurde noch die alte Art der Vertheilung und Anordnung in Pro- und Metactinalia angenommen. Sehen wir zu, inwieweit sich hieran die Cheiropterygier anreihen lassen. Ist meine ganze Theorie richtig, so muss die Axe des Cheiropterygium in der Nähe des Radialrandes durch Zeugo- und Mesopodium gehen.

Am Stylopodium kann man insofern nicht von der Axe sprechen, als dasselbe aus Theilen hervorging, welche im Urzustande nicht in der Axenregion lagen. Wir haben es hier vielmehr mit Theilen von Strahlen zu thun, und dasselbe gilt vom Zeugopodium. Auch in den weiter distalen Theilen kann es sich meines Erachtens nur darum handeln, die Gegend nachzuweisen, welche der Axenlinie des Crossopterygiums entspricht. Die früher gestellte Forderung, dass solche Axe stets durch Skelettheile markirt sein müsse, scheint mir ungerechtfertigt, da dies Postulat nicht einmal für den proximalen Theil des Crossopterygium erfüllt werden kann. Dass ich auch am Carpus und Tarsus der Axe keine Bedeutung für die Anordnung der einzelnen Knochenstücke anerkenne, geht aus dem Früheren hervor. In diesem Punkte stimme ich mit EMERY überein, und ich werde im nächsten Kapitel versuchen, Licht zu verbreiten über die regelmässige Anordnung der Mesopodialknochen in Reihen, welche in der früheren Gliedmassentheorie eine so wichtige Rolle spielte.

Praktisch wichtig scheint mir die Axenfrage nur für den Theil der Extremität zu sein, wo wirklich noch Strahlen intakt erhalten sind und sich in bestimmter Weise gruppiren. An der Stellung der Finger können wir einen neuen Prüfstein für die Richtigkeit der ganzen Lehre finden. In dieser Hinsicht bleibt denn auch die schönste Bestätigung nicht aus. Die Besonderheit des metapodialen Randes auch im Bereich der Actinalien ist eine so weit verbreitete Erscheinung, dass es gestattet ist, sie als ein Attribut des Urzustandes anzusehen. Schon bei den Amphibien, soweit sie primitive Zustände sich bewahrt haben und in allen Abtheilungen, welche die maximale Fingerzahl besitzen, sehen wir eine verschiedene Stellung der Finger zur Längsaxe der Gliedmasse. Der I. Finger nimmt eine Sonderstellung ein gegenüber den vier anderen. Der erste geht schräg metapodial, die anderen in schräg propodialer Richtung ab. In der Oppositionsfähigkeit des I. Fingers wird dieser primitive Zustand weiter ausgenutzt.

Den I. Finger beziehe ich auf die Metactinalien, hingegen II., III., IV. und V. Finger auf die Proactinalien. Die Axe muss nach den Crossopterygierbefunden in der Gegend des II. Fingers durchgehen. Darin hat GOETTE nahezu das Richtige getroffen, nur dass ich den proximalen Theil der von ihm konstruirten Axe nicht anerkenne, und dass ich es falsch finde, die Axe nothwendigerweise durch einen Finger selbst legen zu wollen. Aber in der Erkenntniss der Gegend der Axe ist GOETTE weiter gekommen als GEGENBAUR und HUXLEY.

Während das Zahlenverhältniss der Pro- und Metactinalia zu einander am Cheiropterygium im Allgemeinen mit dem am Crossopterygium übereinstimmt, ist die absolute Zahl derselben bei beiden Objekten sehr verschieden. Die Reduktion der Actinalia ist jedoch sehr leicht zu deuten. Es wurde bei Calamoichthys sehr wahrscheinlich gemacht, dass eine rein sekundäre Vermehrung der Proactinalien statt haben kann, indem solche von distalen Epiphysen der bereits früher vom Mesopterygium aus entstandenen Actinalien sich entwickeln. Auch an den Metactinalien konnten wir das verfolgen. Beide Crossopterygier haben zwei Metactinalien. Wir brauchen uns nur zu denken, dass die Entfaltung des mehr am Rande gelegenen

unterbleibt (und bei Calamoichthys vollzieht sie sich sehr spät), so erhalten wir das Metactinale des Cheiropterygium. Dieselbe Vorstellung wird für die Proactinalien keine Schwierigkeit haben.

In ähnlicher Weise fasst auch EMERY die allmähliche Reduktion der Actinalien auf „nella evoluzione che ha trasformato il crossopterigio in chiropterygia". Er betont, dass diese Reduktion nicht „dagli extremi della serie, nè per eliminazione di determinati raggi, ma per formazione di un numero diverso e successivamente minore di raggi, nell' ontogenesi delle singole forme della serie filetica", erfolgt sei (pag. 28). Die Verschiedenheit der Zahl der Actinalien kann somit die Vergleichbarkeit von Crossopterygium und Cheiropterygium nicht stören. Diese Verschiedenheit wird noch verringert durch das gegenseitige Zahlenverhältniss in den beiden Gruppen der Actinalien, insofern die Proactinalien bei Weitem überwiegen.

Die Beschränkung der Actinalien auf die Fünf-Zahl muss einen relativ sehr alten Zustand bedeuten. Ueber den Faktor, der gerade diese Zahl bestimmte, können wir vorläufig nichts Bestimmtes aussagen.

Eine andere Frage aber wird durch diese Beziehungen des Crossopterygium zum Cheiropterygium beleuchtet, nämlich die Frage nach dem Wesen des Praepollex, Praehallux und Postminimum. Wir wollen diese Frage im folgenden Kapitel erörtern, hier aber müssen wir die Thatsachen vorführen, die für dieselbe von Bedeutung sind.

Von den Skelettheilen des Crossopterygiums haben wir zwei noch nicht auf entsprechende des Cheiropterygiums bezogen. Ich meine die beiden Epimarginalia. Dass sie den Actinalien nicht gleichwerthig sind, habe ich oben gezeigt. Wir können daher nicht erwarten, sie als Finger an der Landgliedmasse anzutreffen. Ihnen können höchstens fingerähnliche Theile entsprechen, so gut die Epimarginalien den Actinalien in ihrer ganzen Konfiguration ähnlich sind. Fragen wir uns, wo die betreffenden Stücke werden liegen müssen, so ergiebt es sich, dass sie den Rand des Cheiropterygiums einnehmen werden, wobei sie ihre Beziehung zu Pro- und Metapodium bewahren werden.

Diese Voraussetzungen treffen in der That auf das Beste zu. Die gesuchten Skelettheile sind da, sie waren jedoch bisher durchaus unverständlich. Nun sind sie mit einem Schlage nicht nur begreiflich, sondern sie bilden einen nothwendigen Theil der Extremität. Es sind jene kleinen Skeletbildungen, die als Pisiforme, Radiale externum (radiales Sesambein) die Grundlage der Theorie von Praepollex, Praehallux und Postminium geliefert haben.

Das Verdienst, diese Konsequenz aus der Vergleichung des Crossopterygiums und Cheiropterygiums gezogen zu haben, gebührt EMERY. Er sagt: „Dopo ciò la questione tanto dibattuta del prepollice e dell prealluce prende un nuovo aspetto." —

Gegen die wesentliche Uebereinstimmung dieser Skeletstücke miteinander, wie sie sich durch die Lagebeziehungen ausdrückt, treten die Differenzen im Einzelnen in den Hintergrund.

Damit wäre denn die Vergleichung der beiden Objekte bezüglich des Skelets vollständig durchgeführt, mit dem Erfolg, dass kein einziger Punkt im Unklaren

gelassen werden musste. Die grossen Verschiedenheiten beider Objekte sind keine derartigen, dass sie eine Vergleichung unmöglich machten, im Gegentheil, sie geben uns den besten Hinweis auf die Geschichte der Extremität, die wir im Schlusskapitel noch in übersichtlicher Weise behandeln wollen. Hier, wo nur die Gegenüber-

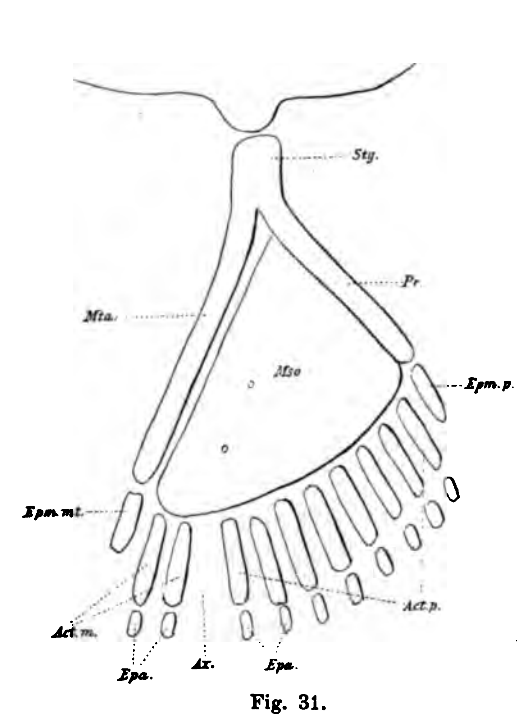


Fig. 31.

Schema des Crossopterygium. Bezeichnungen wie auf den Tafeln.

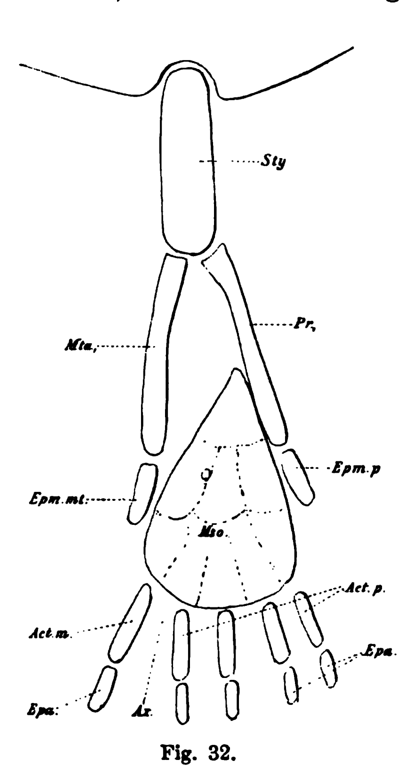


Fig. 32.

Schema des Cheiropterygium. *Sty.* Stylopodium. *Mta*$_1$ Metapodium. *Pr.* Propodium. *Epa.* Phalangen. *Act.* Actinalia. *Epm. mt.* Praepollex. *Epm. p.* Pisiforme.

stellung der Befunde zu ihrem Recht kommen soll, ist es angezeigt, durch beifolgende Tabelle und schematische Figur die Homologie der einzelnen Theile auszudrücken:

Crossopterygium.	Cheiropterygium.
Processus Styloides.	Stylopodium (Humerus).
Propterygium (minus Proc. Styl.).	Propodium (Ulna).
Metapterygium (minus Proc. Styl.).	Metapodium (Radius).
Mesopterygium.	Mesopodium (Carpus).
Actinalia.	Actinalia (Metacarpus).
Epactinalia.	Phalangen.
Epimarginale propterygiale.	Pisiforme (Postminium).
Epimarginale metapterygiale.	Radiale exsternum (Praeplloex).

C. Nerven und Muskeln.

Die Muskeln und Nerven des Cheiropterygiums sind bisher bei den Gliedmassentheorien sehr wenig berücksichtigt worden; speziell eine Vergleichung derselben mit denen des Crossopterygiums ist bisher nicht angestellt worden. EMERY bringt hierüber nichts vor und POLLARD, obwohl er die betreffenden Theile bei Polypterus ganz kurz beschreibt, vergleicht doch nur das Skelet mit dem der Landwirbelthiere. —

Die Vergleichung der Weichtheile bei soweit auseinanderstehenden Formen ist auch viel schwieriger als die des Skelets. Man muss dabei immer im Auge behalten, was von Ergebnissen in dieser Hinsicht überhaupt erwartet werden kann. Diese Schwierigkeiten sind bei der Muskulatur noch grösser als bei den Nerven; denn bei der ersteren wird die durch die verschiedene Funktion bedingte Differenz sich ganz besonders deutlich ausprägen müssen.

Da wir aber gezeigt haben, dass nähere Beziehungen zwischen Crosso- und Cheiropterygium bestehen, so dürfen wir auch vor diesem Theil der Aufgabe nicht zurückschrecken. Ich beginne mit den Nerven.

Die Vergleichung der Nerven vom Crossopterygium und Cheiropterygium wird für letzteres den Urzustand des Plexus brachialis heranzuziehen haben, wie ich ihn im vorigen Kapitel entwickelt habe: Eine geringe Anzahl — vier bis fünf — der ventralen Aeste vorderer Spinalnerven verbindet sich durch Ansae und zieht zur freien Gliedmasse, zum Theil den Knorpel des Schultergürtels durchsetzend. Aus diesem Plexus gehen Aeste hervor, die sich in zwei Schichten sondern lassen. Auf diese beiden lassen sich die FÜRBRINGER'schen Gruppen (Nervi thoracici et brach. sup. — Nervi thorac. et brach. inf.) reduziren. Es werden also Nerven zur lateralen und zur medialen Fläche der Gliedmasse zu unterscheiden sein.

Bezüglich der peripherischen Verbreitung konnten wir einiges als typisch hinstellen: so die Vertheilung in oberflächliche und tiefere Bahnen zu entsprechenden Muskelschichten.

Ueber den Verlauf der lateralen und medialen Nerven lässt sich nur wenig ganz allgemein Gültiges aussagen. Wenn wir vordere und hintere Gliedmassen berücksichtigten, fanden wir einige immer wiederkehrende Momente ungeachtet der sonstigen Differenzen. Für die medialen Nerven oder Beugenerven bei den höheren Wirbelthieren ergab sich die Tendenz einer Sonderung derselben an der vorderen Extremität in einen mittleren Stamm (Medianus), einen radialen Randstamm (Musculo-cutaneus) und einen ulnaren Stamm (Ulnaris). Obwohl diese Sonderung bei höheren Vertebraten besser ausgeprägt ist, als bei niederen, muss die Möglichkeit einer tieferen Begründung derselben in primitiven Zuständen offengelassen werden. Von den die Strecknerven betreffenden Punkten erscheint der Uebertritt eines solchen über den dorsalen Rand (Radialis — Cruralis — Peroneus) als eine auffallende, immer wieder ausgeprägte Erscheinung.

Damit sind nur einige Grundzüge skizzirt, mit denen die Vergleichung zu rechnen hat. Wir dürfen keine weitgehende Uebereinstimmung zwischen den Armnerven eines Amphibiums und den Flossen-Nerven des Polypterus erwarten. Es fragt sich nur, ob die Zustände der letzteren sich der Vergleichung mit ersteren darin fügen, dass die bestehenden Differenzen eine Erklärung ohne Schwierigkeit zulassen. Es dürfen keine Differenzen bestehen, die von vornherein jegliche Ableitung von gemeinsamer Basis unmöglich machen. Dies ist auch nicht der Fall. Die Verhältnisse des Polypterus bezüglich dieser Nerven sind zwar recht verschieden von denen der Landwirbelthiere, aber diese Verschiedenheiten sind gerade von grossem Werthe, weil sie den primitiven Charakter unseres Objektes auf's Deutlichste dokumentiren.

Von einem Plexus können wir allerdings kaum sprechen, und gerade dieses Factum ist wichtig. Vier (vielleicht manchmal fünf — POLLARD) Nerven sind es, die zur Gliedmasse treten, darin besteht eine fundamentale Uebereinstimmung, aber nur zwei verbinden sich miteinander — darin besteht die Differenz.

Die Plexusbildung ist hier erst im Beginne, und dies steht im schönsten Einklang mit der Lagerung der ganzen Gliedmasse.

Wir werden durch die Thatsachen veranlasst, der Plexus-Frage ein wenig näher zu treten; denn wie ich glaube, sind die hier vorgelegten Facta von einer gewissen Bedeutung für dies Problem. Durch die Vergleichung der Crossopterygium-Nerven mit denen des Cheiropterygium werde ich zu ähnlichen Anschauungen gedrängt, wie sie GEGENBAUR im Anschluss an eine der schönen DAVIDOFF'schen Extremitäten-Arbeiten geäussert hat (Morphol. Jahrb. V). Indem GEGENBAUR mit Recht das Ungenügende früherer Erklärungsversuche der Plexusbildungen betont, sagt er (pag. 525): „Die Plexusse an sich blieben unverständlich, wenn man sie nicht rein teleologisch erklären wollte. Was sie hervorrief, konnte nicht durch das Experiment am schon Vorhandenen gefunden werden. Dieses vermag wohl die gegebenen Zustände aufzuklären, aber nicht die Kausalmomente des Zustandekommens derselben zu enthüllen. In der Wanderung der Gliedmassen liegt nun ein solches Kausalmoment für die Plexusbildung und durch von DAVIDOFF ist deren Entstehung dargethan worden (pag. 467, 484). Es wird uns in der Bildung eines N. collector die erste Stufe gezeigt, an die andere sich anreihen (vergl. DAVIDOFF, Taf. XXXI, Fig. 27). Wenn wir diese Befunde nur aus stattgefundener Lageveränderung der Hintergliedmasse sammt ihrer, eben von jenen Nerven versorgten Muskulatur zu verstehen vermögen, so gilt das auch für die betreffenden Geflechte der höheren Wirbelthiere. Die hier bestehende Weiterbildung ist eine Differenzirung, die sich aus der an der Muskulatur vorgegangenen Differenzirung ableiten lässt. Die Beziehung der einfacheren Geflechte der Selachier und Ganoiden zur Gliedmasse ist auch an der ziemlich distal von der Austrittstelle vorhandenen Verbindung der bezüglichen Nerven ausgedrückt. Auch darin liegt ein niederer Zustand, der allmählich einem andern weicht, in welchem die Nervenverbindungen näher gegen die Austrittstelle emporrücken."

Wenden wir diese Betrachtungen auf unseren speziellen Fall an, so werden wir in erster Linie die ausserordentlich primitive Bedeutung des Polypterus-Befundes zu konstatiren haben.

Hier liegen noch viel einfachere Zustände vor, als die von GEGENBAUR herangezogenen es sind, ja wir dürfen vielleicht die Sachlage so auffassen, dass hier ein erster Beginn der Plexusbildung vorliegt; dieser nun kann sehr wohl durch Lageverschiebungen erklärt werden. Sind es doch gerade die vorderen Nerven, welche durch eine solche in erster Linie beeinflusst werden mussten.

Die ganze Frage ist jedoch eine so schwierige und komplizirte, dass es äusserst schwer ist, sich eine genauere Vorstellung von dem Hergang der Plexus-Bildung zu machen. Dass die anfangs mehr distale Aneinanderlagerung der Nervenstämme ein primitiver Zustand sei, aus dem die mehr proximale Verbindung resultirte, würde mit unseren Befunden ganz gut übereinstimmen, insofern zwischen II. und III. Nerven beim jungen Calamoichthys solche Ausbildungen sich fanden, während proximale Beziehungen fehlten. Andererseits kann ich nicht verhehlen, dass mir die Vorstellung solcher Verschiebung einige Schwierigkeiten bereitet. Solange aber keine bessere Erklärung vorgebracht wird, muss dieselbe acceptirt werden.

Angesichts der Lagerung der Nerven, ihres so typischen Verlaufs zu den Rändern und der Mitte der Gliedmasse konnte ich mich des Gedankens nicht erwehren, ob nicht vielleicht auch die Aenderung der Gliedmassenstellung einige Bedeutung für die Ausbildung des Plexus haben könnte. Ich möchte aber diese Hypothese nur ganz vorsichtig andeuten. In der ursprünglichen Haltung laufen die grossen Nervenstämme einander annähernd parallel, je weiter dorsal ein Theil der Flosse, von um so weiter kranial entspringenden Nerven wird er versorgt. Geht aber aus dieser Haltung jene andere hervor, welche für die Landgliedmasse charakteristisch ist, so muss eine Ueberkreuzung der Nervenstämme eintreten. Dies sieht man ja schon an der auf der Fig. 11 künstlich hergestellten Supinationslage.

Wird nun die neue Haltung zur Regel, wächst ferner gerade der Stieltheil der ganzen Extremität zu bedeutender Länge heran, so möchte es mir nicht ganz unmöglich erscheinen, dass sich eine nähere lokale Beziehung der grossen Nervenstämme zu einander entwickelt — denn auch beim Plexus handelt es sich doch nur um eine Aneinanderlagerung der Nervenstämme.

Damit möchte ich aber nur in ganz beiläufiger Andeutung etwas geäussert haben, von dem ich mir wohl bewusst bin, dass es erst durch weitere Untersuchungen gestützt werden muss.

Für uns kommt es auch nur darauf an, den primitiven Charakter des Crossopterygierbefundes zu beleuchten. Dieser tritt auch recht schön hervor, wenn wir die interessanten Arbeiten von BOLK heranziehen. Bekanntlich hat dieser Autor bei höheren Formen die Beziehungen von Skelet, Muskulatur und Nerven in vorzüglicher Weise dargethan und die Sonderung der einzelnen Segmente selbst in den verwickelten Zuständen des Menschen erwiesen. Er hat dadurch auch die Möglichkeit gegeben, in manchen Punkten die Urzustände zu ergründen, von denen sich die Befunde bei Höhern werden ableiten lassen. Mit seinen Anschauungen dürften die Crossopterygierbefunde recht wohl sich vereinigen lassen. Die Sonderung der Nerven, die strenge

Aufeinanderfolge ihrer Gebiete — dies sind eigentlich gerade solche Urzustände, wie sie für die Aufstellung der „Sclerozonen" ein Postulat darstellen.

Dieses Ergebniss stimmt gut mit den vom Skelet gewonnenen Resultaten. Je primitiver der Crossopterygierbefund, um so mehr wird die Vorstellung erleichtert, dass das Cheiropterygium von einer ihm verwandten Flossenform sich herleiten lässt. Dass nun die Nerven so sehr einfach sich verhalten, wirft Licht auf das Wesen des Crossopterygium selbst, und, indem es die niedere Stellung desselben bekräftigt, beseitigt es den Einwand, dass man etwa den Cheiropterygiumplexus von dort her nicht ableiten könnte.

Was nun die periphere Ausbreitung der Nerven betrifft, so kann deren Vergleichung naturgemäss nur unter Berücksichtigung der abweichenden Zustände des Plexus geschehen.

Nerven, welche bei den Crossopterygiern getrennt zur Flosse treten, müssen wir uns zu grossen Stämmen zusammengeschlossen denken.

Alsdann gelangen wir zur Aufstellung der folgenden Vergleichungspunkte:

Die Nervi brachiales et thoracici inferiores sind repräsentirt durch die Rami mediales der Nervi pterygiales, während das Homologon der Nervi thoracici et brachiales superiores in den Rami laterales der Nervi pterygiales gegeben ist.

Jede dieser Gruppen gliedert sich in oberflächliche und tiefe Zweige, wie die entsprechenden bei höheren Wirbelthieren zu den betreffenden Muskelschichten.

Von den den „Beugenerven" entsprechenden Stämmen konnten wir drei unterscheiden: Die Aeste der Nervi pro-, meso- und metapterygialis. Versuchen wir für diese noch eine genauere Vergleichung mit höheren Zuständen, so ergiebt sich eine recht deutliche Parallele für den Ast des N. mesopterygialis mit dem Hauptstamm der Beugenerven bei Amphibien, den wir dem Medianus höherer Wirbelthiere vergleichen dürfen. Bei manchen Amphibien besetzt er eine ähnliche Beziehung zu dem „N. supracoracoideus" — wie sich das für Polypterus ergab. Das Homologon des Nervus propterygialis ist in der gemeinsamen Beugenervenmasse der Amphibien zu suchen, während der betreffende Ast des N. metapterygialis zum Theil im N. coracobrachialis sein Homologon finden dürfte. Jedenfalls tritt hierbei eine viel schärfere Sonderung der Gebiete hervor, als bei den niederen Landwirbelthieren, und man wird an die Erscheinung bei höheren Thiergruppen erinnert.

Von den Strecknerven der Crossopterygier erinnert der laterale Ast des N. propterygialis in manchen Punkten an die entsprechenden Bildungen bei Cheiropterygiern. Er geht über den dorsalen (propterygialen) Rand der Gliedmasse zur lateralen Fläche in ähnlicher Weise, wie das der Radialis der Landwirbelthiere thut. In diesem Uebertritt über den betreffenden propodialen Rand ähnelt er auch dem Nervus peroneus.

Bedeutende Abweichungen bietet der andere Strecknerv, der Nervus supracoracoideus, der laterale Ast des Nervus mesopterygialis, dar. Wohl finden wir demselben entsprechende Aeste bei den Landwirbelthieren z. Th. durch den Schultergürtel hindurchtretend, aber niemals reicht ihr Gebiet soweit distal. Wir dürfen in dieser Verschiedenheit keinen, die Vergleichung der übrigen Punkte beeinträchtigenden

Umstand erblicken, sondern nur als Ausdruck dafür, dass eben auf dem Wege von Flosse zu Landgliedmasse auch in der Nervenverbreitung bedeutende Veränderungen eingetreten sind. Dies kann aber nicht weiter wunderbar erscheinen, da wir ja selbst bei den Landwirbelthieren die grössten Verschiedenheiten in solchen Punkten finden.

Wir streifen damit die Frage nach der Umwandlung der Nervenplexus und die wichtige damit zusammenhängende Lehre von der Homologie der Muskeltheile auf Grund ihrer Innervation.

Diese Lehre ist bekanntlich durch Fürbringer in der hervorragendsten Weise gefördert, ja eigentlich erst durch ihn geschaffen worden. Durch die Berücksichtigung der Innervation wurde erst eine wissenschaftliche Myologie möglich gemacht.

Es liegt mir hier völlig fern, in eine Diskussion über diejenigen Punkte einzutreten, welche trotz der grossen, namentlich durch Fürbringer erzielten Errungenschaften nicht aufgeklärt sind, oder dem Verständniss Schwierigkeit bereiten.

Ich will mich hier nur insoweit damit auseinandersetzen, als es nothwendig erscheint, um die Art meiner Darstellung der uns hier speziell beschäftigenden Verhältnisse zu rechtfertigen und auch zu erklären, wesshalb ich den Ausdruck „homolog" gebrauche in Fällen, welche nach Fürbringer's Anschauungen dies nicht gestatten würden.

Der schwierige Punkt, um den es sich handelt, ist die Vergleichung von Muskelgruppen, welche bei zwei verschiedenen Thieren in ihrem allgemeinen Verhalten, ihrem Ursprung, Insertion, Verlauf der Fasern etc. übereinstimmen, welche aber von verschiedenen Nerven versorgt werden. Dürfen wir solche Muskeln für einander homolog erklären?

Fürbringer würde nach seiner Auffassung dies für falsch erklären und er hat, um der offenbaren Vergleichbarkeit trotz der verschiedenen Materie gerecht zu werden, die Ausdrücke Parhomologie und imitatorische Homologie eingeführt.

Ich stimme Fürbringer vollständig darin bei, dass Nerv und Muskel zusammengehören, dass mit der Aenderung des einen auch der andere Modifikationen erfährt, und dass die Abweichung der Innervationen den Weg zeigen, auf welchem ein Muskel sich umbildet.

Alles dies verstehe ich vollständig und ich erkenne gern an, dass ein solcher in seiner Materie veränderter Muskel materiell dann ein anderer geworden ist, wenn er seine Innervation gänzlich verändert zeigt. Das Einzige, was mir hierbei zweifelhaft bleibt, ist, ob wirklich durch diese Veränderung die Homologie aufgehoben worden ist, mit anderen Worten, ob wir genöthigt sind, in einer solchen rigorosen Weise den Ausdruck der Homologie nur für solche Organe und Organtheile beizubehalten, für welche die Uebereinstimmung des Substrates ganz sicher gewährleistet ist.

Zwei Punkte sind es, welche es mir erschweren, mich unbedingt der Fürbringerschen Auffassung anzuschliessen.

Zunächst die Konsequenz derselben, welche nichts anderes besagt, als dass die im Uebrigen ganz übereinstimmenden Muskeln zweier Individuen einer Species nur desshalb einander nicht homolog sein soll, weil sie aus verschiedenen Quellen ihre

Nerven beziehen. Müssen wir nicht mit der Möglichkeit rechnen, dass bei einem und demselben Individuum eine solche materielle Umwandlung eines Muskels sich vollziehen kann? An der Muskulatur der menschlichen Hand möchte Derartiges wohl möglich sein. Wenn dies aber der Fall ist, sind wir wirklich genöthigt, eine solche enge Fassung der Homologie beizubehalten? Ist es wirklich gerechtfertigt, von solchen Betrachtungen aus die Extensoren an Hand und Fuss in ihrer Homodynamie anzuzweifeln? Ich muss offen bekennen, dass ich mich sehr schwer zu einer solchen Ansicht bekennen kann. Ich habe vielmehr den Eindruck, als sei ein an sich äusserst wichtiges Moment der Muskelvergleichung ein wenig überschätzt worden, und was ursprünglich ein Förderungsmittel auf dem Wege der Erkenntniss war, könnte vielleicht zu einem Hemmniss werden.

Sehen wir doch auch — und damit komme ich auf den zweiten Punkt — an anderen Theilen und Organen Umwandlungen des materiellen Substrates sich vollziehen, welche uns nicht im geringsten stören, eine Homologie der betreffenden Theile anzunehmen, vor allem mit diesem Ausdruck die betreffende Beziehung zu bezeichnen — und gerade darum handelt es sich ja. Wir bezeichnen einen Humerus in gleicher Weise, mag er sich in der Periode vollständiger homogener, knorpeliger Beschaffenheit befinden, oder mag er durch die Ossifikation nahezu vollständig seines früheren Materials beraubt worden sein. Wir nehmen auch keinen Anstoss daran, dass die Knochen bereits in ihrer fertigen Beschaffenheit einem Umwandlungsprozess unterliegen. Hier liegen diese Veränderungen besonders klar zu Tage; an vielen anderen Theilen würden sie vielleicht ebenfalls den Begriff der Homologie stören können, wenn sie deutlich und vor allem durch makroskopische Veränderungen sich dokumentirten. Im Prinzip aber kann ich in den Verschiedenheiten der Muskeln nichts Anderes erkennen, als das, was uns auch jene anderen Organe zeigen, nämlich die Spuren eines beständig sich vollziehenden Umwandlungsprozesses.

Schliesslich dürfte die ganze Diskussion auf die Frage hinauslaufen, innerhalb welcher Grenzen man ein organisches Gebilde noch als dasselbe ansehen darf.

Bezüglich unseres speziellen Objektes möchte ich durch diese Ausführungen nur die Berechtigung erkämpfen, Muskelmassen für einander homolog zu halten, welche in fundamentalen Punkten, wie Lage zur Gliedmasse, Ursprung, Insertion, Faserverlauf mit einander übereinstimmen, ohne dass dabei in jedem Falle die Innervation als Ausschlag gebendes Moment herangezogen wird.

Bei einer Vergleichung der Muskulatur von Crossopterygium und Cheiropterygium kann es sich nur um ganz allgemeine Punkte handeln. Ich habe schon vorhin darauf hingewiesen, dass in keinem anderen Organsystem die rein funktionelle Differenz sich deutlicher wird markiren können; ausserdem haben wir durch das Verhalten der Nerven die überaus primitive Beschaffenheit des Crossopterygiums kennen gelernt und dürfen uns daher nicht verwundern, auch in der Muskulatur ganz indifferenten Einrichtungen zu begegnen. Im speziellen Theil habe ich dies näher ausgeführt und gezeigt, dass wohl charakterisirte Muskel-Individuen fast noch gar nicht vorhanden sind.

Es wird sich vor allem darum handeln, ob die ganze Anordnung der Crossopterygium-Muskulatur sich als eine solche darstellt, dass wir uns von ihr aus den Zustand der Cheiropterygium-Muskeln entwickelt denken können, und ob diese Beziehung der Weichtheile beider Objekte mit den am Skelet gewonnenen Ergebnissen harmonirt. Den speziellen Nachweis einzelner Muskel-Homologien wird man erst in zweiter Linie erwarten dürfen.

Getreu dem bisherigen Vorgehen wollen wir auch hier zunächst einmal die ganz grob zu Tage tretenden Uebereinstimmungen der beiden Objekte hervorheben. Solche sind vorhanden und zwar in mehreren Punkten. Vor allem zeigt sich der Grundplan der ganzen Anordnung der lateralen Flossenmuskulatur als der gleiche bei Crossopterygium und dem Urzustand des Cheiropterygiums.

In beiden Fällen sehen wir die Scheidung der Muskulatur in einen proximalen und distalen Theil durchgeführt. Der proximale Theil umfasst Muskelmassen, welche vom Gürtel aus zu einer sehnigen Stelle — dem Septum — konvergiren, während die Fasern des distalen Theiles von hier aus zu den Actinalien divergiren.

Diese ganz fundamentale Uebereinstimmung kann nicht genug betont werden. Sie bildet ein gemeinsames Attribut der beiden von uns verglichenen Extremitäten im Unterschied von allen anderen Flossenbildungen. Weder bei Selachiern, noch bei Dipnoern ergab sich Derartiges, wohl aber konnten wir zeigen, dass die Eigenart dieser Anordnung mit den am Skelet sich vollziehenden Umwandlungen in Beziehung steht. Hieraus ergiebt sich, dass wir die hinsichtlich des Skelets gewonnenen Anschauungen auch auf die Muskulatur ausdehnen dürfen.

Im Cheiropterygium sehen wir dies Septum immer mit der Stelle des Gliedmassenwinkels in enger lokaler Beziehung. Man könnte geneigt sein, daraus auf eine genetische Zusammengehörigkeit der beiden Bildungen zu schliessen. Nach dem Crossopterygierbefund muss dies sehr zweifelhaft sein: Das Septum ist eine uralte Bildung, welche schon vor der Existenz des Stylopodiums ausgebildet war. Mit der Ausprägung des Winkels gewann dasselbe jedoch Beziehungen zu dem letzteren. Daher treffen wir auch das Septum bei den Crossopterygiern relativ weit proximal gelegen. Die proximale Muskelmasse gewinnt erst mit der Ausbildung des Stylopodiums eine grössere Entfaltung. Die Hauptmasse der Extremität ist durch den, dem Vorderarm plus Hand entsprechenden Theil repräsentirt, und dies spricht sich in der Muskulatur in gleicher Weise wie am Skelet aus.

Die Extensoren-Masse stimmt in der ganzen Anordnung sowie in der Sonderung in oberflächlichem und tiefem Theil an beiden Objekten auf's Schönste überein. Noch bei Formen, welche über den Amphibien stehen, prägt sich in dieser Muskelmasse der flossenähnliche Charakter aus. Ich erinnere an die Befunde bei Reptilien, namentlich bei Cheloniern.

Bei Amphibien haben wir noch ganz primitive Zustände; aber schon hier tritt die Sonderung eines radialen Theiles der Extensorenmasse hervor, welche sich sogar mit den proximalen Muskeln in einer gleichen Lagebeziehung findet, wie dies bei Crossopterygiern der Fall ist, indem Theile des Anconeus ebenso wie bei Crosso-

pterygiern der Coracoseptalis jene distalen Muskelpartien mit freiem distalen Rande überdecken.

Die proximale Muskelmasse lässt viel Gemeinsames erkennen. Vergleichen wir die Anconeus-Gruppe eines Amphibiums, so ergeben sich bis in Einzelheiten hinein (wie z. B. die Beziehung zum Coracoid) Aehnlichkeiten mit der bei Polypterus als Zonoseptalis unterschiedenen Muskelmasse (Zonopropterygialis lateralis, Coracoseptalis). Auch den Zonopropterygialis medialis werden wir hierherzuziehen haben.

Eine fernere Uebereinstimmung beherrscht die Flexorengruppe. Schon POLLARD hat darauf hingewiesen, dass hier den Amphibien entsprechend die Sonderung in oberflächliche und tiefe Massen bereits bei Crossopterygiern eingetreten ist. Auch die Musculi interossei stellen einen gemeinsamen Besitz dar.

Endlich möchte ich noch am metapterygialen Rande gewisse Parallelen konstatiren. Das Homologon der als Biceps, Coracobrachialis, Coracoradialis u. s. w. zusammengefassten Muskeln erblicke ich in dem wohlgesonderten Coraco-Metapterygialis der Crossopterygier, welcher in grosser Ausdehnung namentlich die distalen Partien des Metapterygium okkupirt.

Die daneben existirenden Verschiedenheiten sind natürlich bedeutend. Sie kommen aber auch erst in zweiter Linie in Betracht, da es in erster Linie sich darum handelt, die Vergleichbarkeit der beiden Objekte zu begründen. Die Aufgabe nun auch im Speziellen darzustellen, wie sich allmählich die Muskulatur etwa der Amphibien aus einem den Crossopterygiern ähnlichen Zustande entfaltet, kann hier gar nicht in extenso behandelt werden. Ist es doch klar, dass wir hierfür die Zustände der Amphibien selbst ganz ausführlich schildern müssten. Dies würde einmal den Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten, und zweitens würde es nöthig werden, Resultate von Untersuchungen mitzutheilen, die an anderem Orte veröffentlicht werden sollen.

Ueber die Muskulatur der freien Gliedmasse bei den Landwirbelthieren sind wir durch die in der Litteratur niedergelegten Angaben keineswegs so gut unterrichtet, wie z. B. über diejenigen der Schulter, wo ja FÜRBRINGER's schöne Arbeiten ein ausgezeichnetes Fundament geliefert. Hier aber sind es gerade distale Theile, mit denen wir rechnen müssen, und da besteht zwischen der Bearbeitung des Skelets und der Muskulatur eine weitgehende Differenz. Nicht einmal die Aufgabe, die Muskulatur der vorderen und hinteren Gliedmassen auf einen gemeinsamen Ausgangszustand zurückzuführen, ist bisher in auch nur einigermaassen befriedigender Weise in Angriff genommen, geschweige denn gelöst worden. Hier also eröffnet sich ein grosses Arbeitsfeld. Für dieses — und ich bin mit der Bearbeitung desselben seit längerer Zeit beschäftigt — wird nach meinen bisherigen Erfahrungen die hier geleistete Arbeit eine gute Vorbereitung für das Verständniss der ganzen Gliedmassenmuskulatur der Wirbelthiere liefern.

Hier will ich nur einige Hauptdifferenzpunkte der crossopterygialen und cheiropterygialen Muskulatur hervorheben, nur um den Weg anzudeuten, wie solche ver-

ständlich gemacht werden können und um zu zeigen, dass aus ihnen keine triftigen Einwände gegen die ganze Lehre hervorgehen können.

Es leuchtet ein, dass mit der Veränderung des Schultergürtels auch tiefgreifende Modifikationen der proximalen Flossenmuskulatur Hand in Hand gehen werden, und diese betreffen vorzugsweise die laterale Seite, auf welcher sich Theile des Zonoseptalis mit dorsalen, auch caudalen Partien hin erstrecken. Beziehungen zur Rumpfmuskulatur bahnen sich an und kompliziren die einfachen Verhältnisse. Auch für die mediale Fläche gilt dies, wo aber nicht sowohl die eigentliche Flexoren-Masse als auch die metapterygiale Gruppe solche Beziehungen erwirbt.

Ferner muss die Veränderung des Skelets der freien Gliedmassen von tiefgreifenden Modifikationen der Muskulatur begleitet sein. Das Gleiche, was wir für die Phylogenese des Urzustandes der Cheiropterygialmuskulatur zeigen konnten, wird auch die meisten Komplikationen beherrschen. Je weiter distal, desto geringer wird die Wirkung dieser Komplikationen sein, und dies stimmt ja in ausgezeichneter Weise mit dem Verhalten des Skelets überein. Nur die Verschmälerung der ganzen Gliedmassen, welche mit der distalen Verlagerung des Mesopodium einhergeht und die parallele Stellung der Zeugopodial-Knochen hervorgehen lässt, wird die Extensoren und Flexoren beeinflussen, deren oberflächliche Theile daher auch noch am allermeisten den ursprünglichen Zustand wiederholen. Die tiefen werden zum Theil wenigstens weiter distal verlagert und erfahren bedeutendere Aenderungen der Ursprungs- und Faserverlaufs-Verhältnisse.

Viel bedeutender werden die Veränderungen an den proximalen Theilen sein. Entfaltet sich doch hier ein ganz neuer Skelet-Theil, das Stylopodium. Nicht nur eine Verlängerung und Verschmälerung der dasselbe überlagernden Muskelmassen, wie des Zenoseptalis wird die Folge sein, auch eine Aenderung der Ursprungsverhältnisse distaler Muskelmassen wird dadurch herbeigeführt. Der neue Skelettheil gewinnt Beziehungen zu bindegewebigen Septen, welche schon früher als Ursprungsstellen der Extensoren und Flexoren gedient hatten. Ich meine die Flossensepta der Crossopterygier. Das laterale Flossenseptum hat ja (s. o.!) ursprünglich gar nichts mit dem Gliedmassenwinkel zu thun; dass es aber nach dessen Bildung mit ihm lokale Beziehungen eingeht, ist nicht schwer verständlich. Ebenso verhält es sich mit dem medialen. Von diesem hatte ich im deskriptiven Theil gezeigt, dass es durch die Vermittelung des Ligamentum zonomesopterygiale mit tieferen Theilen, speziell dem Schultergelenk in Konnex steht. Erwägen wir, dass gerade an dieser Stelle sich das Stylopodium entwickelt, so dürfen wir nicht erstaunt sein, wenn wir sehen, dass im Cheiropterygium die oberflächliche Flexoren-Masse vom Humerus ihren Ursprung vorzugsweise bezieht.

Auch die Veränderungen der Metapterygialgruppe scheint mir einer Deutung keine Schwierigkeit in den Weg zu setzen. Während die Ursprungsverhältnisse dieselben blieben, hat sich die Insertion verschoben und ist in proximaler Richtung am Metapodium aufwärts gewandert, weit mehr an der vorderen, als an der hinteren Extremität.

Wir wollen damit die vergleichende Betrachtung der Muskeln und Nerven schliessen, um bei einer späteren Gelegenheit auf diese Verhältnisse zurückzukommen und sie als Grundlage für die mannigfache Differenzirung des Cheiropterygiums und seiner Muskulatur zu verwerthen.

Für unsern vorliegenden Zweck haben wir das Erforderliche erreicht. Wir konnten zeigen, dass die Zustände der Nerven und Muskeln insofern mit denen des Skelets harmoniren, als auch sie durchweg auf die entsprechenden Punkte des Cheiropterygiums beziehbare Bildungen repräsentiren. Ja noch stärker als beim Skelet müssen wir bezüglich der Weichtheile den Eindruck gewinnen, dass das Crossopterygium sehr primitive Zustände fortführt, und dass das Cheiropterygium zweifellos von einer demselben ähnlichen Form abgezweigt sein muss.

Dass auch hinsichtlich der Gefässe dieser Gesichtspunkt sich bewährt, scheint mir aus den vorliegenden Thatsachen hervorzugehen. Die grosse Arterie des Crossopterygium, welche in der Gegend des Mesopterygium verläuft und von dort aus die Rami perforantes zur lateralen Fläche entsendet, fordert ja ganz direkt zu einer Vergleichung mit der Arteria interossea heraus, desgleichen finden die perforirenden Aeste die schönste Parallele bei den Landwirbelthieren (Art. perforans carpi). Auch das bogenförmige Gefäss am Rande des Myaltheiles dürfte an dem Cheiropterygium vergleichbare Bildungen ohne Mühe erkennen lassen.

Ein genaueres Eingehen an der Hand injizirter Präparate des Crossopterygium wird ohne Zweifel noch weiter die Uebereinstimmungen hervortreten lassen.

Die Beziehungen zwischen Crossopterygium und Cheiropterygium treten so klar zu Tage, dass man sie nicht länger ignoriren darf. Immerhin wird aber noch zu erörtern sein, wie man sich diese Beziehungen zu denken habe und auf welchem Wege das Gemeinsame der beiden Objekte seine Erklärung finden muss.

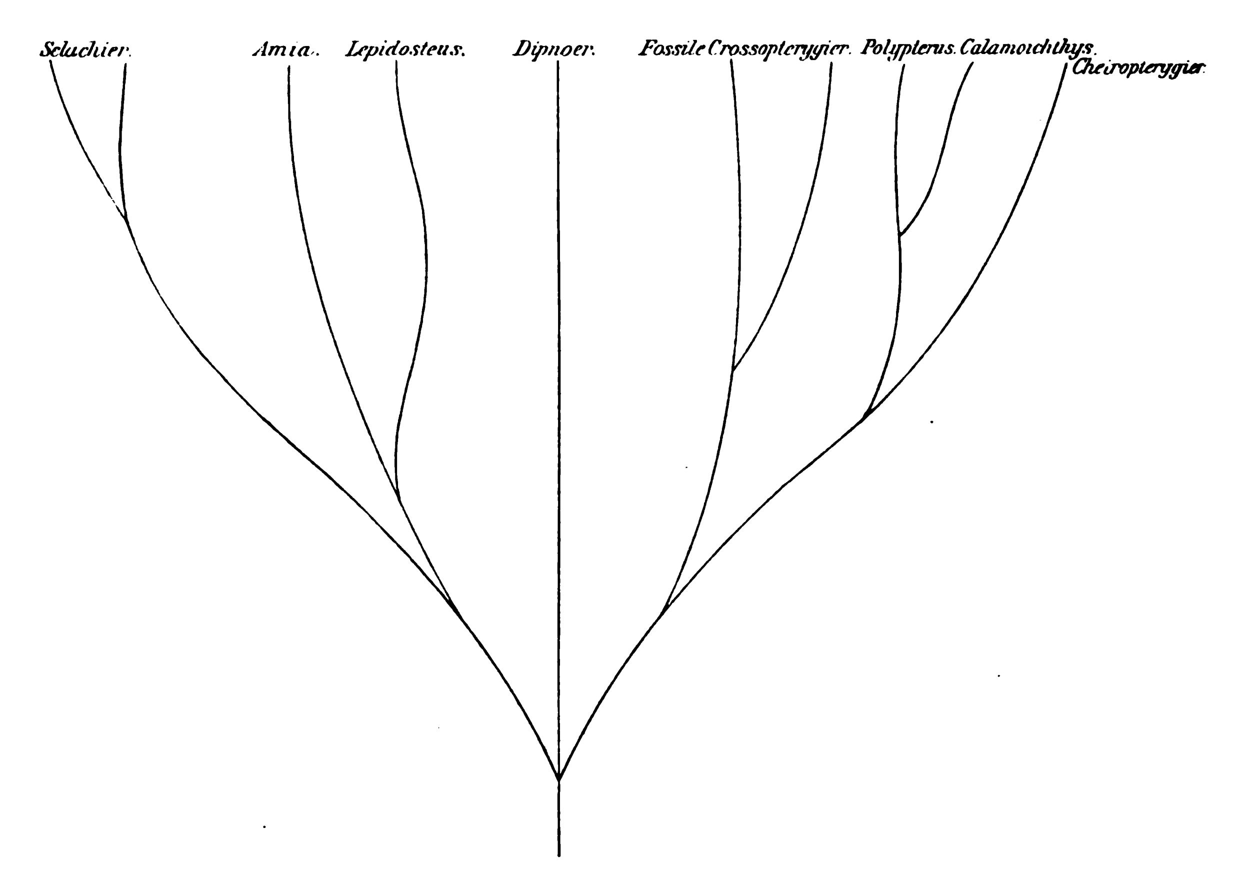
Zunächst wird zugestanden werden, dass beide Gliedmassenarten auf eine gemeinsame Urform zurückgeführt werden können — das Archipterygium. Damit ist aber nicht genug gesagt: Als solches können wir das Cheiropterygium nicht auf das Archipterygium zurückführen, wohl aber vermittelst des Crossopterygium. Also eine vermittelnde Stellung sprechen wir dem letzteren zu, und damit ist die Sachlage schon etwas schärfer präzisirt.

Natürlich kann von einer direkten Herleitung der Landgliedmasse vom Crossopterygium nicht die Rede sein; wohl aber dürfen wir unsern Standpunkt dahin angeben, dass eine auf längerer Strecke gemeinsame Entwickelungsbahn angenommen wird, von welcher aus in einer Richtung das Crossopterygium, in einer anderen das Cheiropterygium sich abgezweigt hat.

Es könnte vielleicht versucht werden, alle hervortretenden Aehnlichkeiten lediglich als Konvergenzerscheinungen zu deuten. Selbst wenn dies zugestanden würde, so wäre der Gewinn, der uns aus der Erkenntniss des Crossopterygium erwächst, ein

grosser, denn wir würden den Weg angebahnt sehen, wie sich ein solches Cheiropterygium entwickelt haben mag. Die hier vorgetragenen Anschauungen würden also nicht gefährdet. Aber ganz abgesehen davon dürfte es Schwierigkeiten machen, bei so vielen bis in's Einzelne gehenden Uebereinstimmungen reine Konvergenz annehmen zu wollen. Ich muss dies mindestens für unwahrscheinlich erklären.

Zweifellos hat das Crossopterygium namentlich in seinen späteren Stadien eine eigenartige Entwickelungsbahn eingeschlagen, ja es scheint, dass es schon einmal dem Cheiropterygium näher gestanden und sich sekundär wieder davon entfernt habe.



Schema des Stammbaumes des Ichthyopterygium und Cheiropterygium.

Sehr bedeutend aber ist diese einseitige Fortentwickelung, diese Abweichung von der grossen Bahn nicht gewesen. Sie prägt sich u. a. in der eigenartigen Ossifikation des Mesopterygium, den späteren Schicksalen des Processus styloides, vielleicht einer sekundären Vermehrung der Actinalien aus. Dies ist aber auch alles. In den Weichtheilen könnte eine theoretisch konstruirte Urform des Cheiropterygium kaum besser durch die Thatsachen illustrirt werden, als dies beim Cheiropterygium der Fall ist.

Meine Ansicht also ist, dass wir nach Eliminirung gewisser Eigenthümlichkeiten in der Crossopterygierflosse ein schönes Zwischen-

stadium auf dem Wege vom Archipterygium zum Cheiropterygium gewonnen haben.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der betreffenden Thierformen widersprechen diesem Schluss keineswegs. Der beifolgende Stammbaum drückt im Einzelnen die Anschauungen über die Gliedmassen aus, zu welchen ich hinsichtlich der Fische und der Landwirbelthiere gelangt bin.

V. Cheiropterygium und Archipterygium.

Durch die Ergebnisse der vorangehenden Untersuchungen und Betrachtungen haben wir eine neue Grundlage für die Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmassen der Landwirbelthiere gewonnen. Auf dem weiten Wege vom primären Archipterygium bis zum Cheiropterygium ist eine neue, beide Zustände vermittelnde Etappe geschaffen worden. Beziehungen, die bisher in direkter Weise von einer derjenigen der Dipnoer ähnlichen Flossenurform zum Amphibien-Arm sich nicht herstellen liessen, sind durch das neue vermittelnde Stadium gesichert worden.

Wir haben in den vorangehenden Abschnitten die beiden Strecken dieses Weges von einander gesondert betrachtet. Hier, zum Schluss, wollen wir in grossen Zügen die Ergebnisse der früheren Kapitel zusammenfassen und ein einheitliches Bild von der Vorgeschichte der Landgliedmassen zu entwerfen suchen.

Dabei wollen wir versuchen, das Wenige vorzubringen, was sich über die funktionelle Seite der betreffenden Vorgänge aussagen lässt, worauf ich bisher nicht weiter eingegangen bin. Schliesslich sollen diejenigen Punkte betont werden, welche uns bis in die höchsten Zustände als Erbstücke früherer Perioden entgegentreten, welche nur durch das einstige Flossenstadium verständlich werden und zum Theil in eigenartiger Weise bei den Landwirbelthieren sich entfalten.

Hauptsächlich wollen wir hierbei das Skelet berücksichtigen, bezüglich der Muskeln und Nerven nur das Nothwendigste beifügend.

Als Ausgangszustand dient uns die sagittal gestellte Urflosse, welche als Skelet das reine biseriale Archipterygium in knorpeliger Materie besitzt. Der Stamm trägt zahlreiche dorsale und ventrale Radien, welche mit dem Skelet des in eine Spitze auslaufenden Dermaltheils in Verbindung stehen. Eine gleichmässige dorsale und ventrale Muskelmasse mit einem der Axe im Ganzen parallelen Faserverlauf deckt das Skelet.

Bereits in einem solchen Stadium möchte ich die ersten Vorgänge annehmen, welche sich auf einen Wechsel des Aufenthaltes der betreffenden Vorfahrenformen vom Wasser- zum Landleben beziehen.

Einen solchen Uebergang dürfen wir uns keineswegs plötzlich vorstellen. Das Wahrscheinlichste ist, dass er zunächst gar nicht definitiv erfolgt sei. Ich halte die Vorstellung für berechtigt, dass die betreffenden Ganoiden — denn um solche wird es sich handeln — durch äussere Umstände genöthigt, eine Zeit lang auf dem Lande sich fortzubewegen suchten, dass dann aber wieder eine Rückkehr in das feuchte Element stattfand. Also eine Art periodischer Versuche nehme ich an. Für diese Vorstellung scheinen mir mehrere die jetzt lebenden Thiere betreffende Thatsachen zu sprechen. Einmal haben wir in allen Abtheilungen diese sekundäre Rückkehr in's Wasser und zwar um so ausgedehnter, je niederer die betreffenden Thierformen stehen. Für die Amphibien ist es sehr wahrscheinlich, dass viele derselben eine längere Periode des Landaufenthalts hinter sich haben, und dass viele ihrer Einrichtungen als sekundäre Anpassungen an das erneuerte Leben im Wasser aufgefasst werden müssen.

Andererseits sehen wir bei manchen Fischen eine zeitweise Nöthigung zum Landaufenthalt eintreten. Man glaubte auch bisher vom Ceratodus, dass er seine Vorderflossen zur Fortbewegung auf dem Lande verwerthen könne. Nach SEMON's trefflichen Angaben ist dies ein Irrthum gewesen. Er hat nie einen Ceratodus in solcher Lage gesehen und erklärt ihn für ein reines Wasserthier, dessen Lungen sich nicht von einem Landaufenthalt ableiten lassen. „Schon GÜNTHER hebt mit Recht hervor, dass die paarigen Flossen des Ceratodus zu schwach und biegsam sind, um den schweren Körper auf dem Lande fortzubewegen."

Mir scheint aber aus diesen Dingen nur hervorzugehen, dass die jetzt lebenden Formen Derartiges nicht vermögen; dass in der Vorfahrenreihe derselben aber Formen mit einem kräftigeren Archipterygium existirt haben mögen, lässt sich nicht abweisen, und bei solchen könnten doch die beim recenten Thier als Irrthum erkannten Vorgänge sich abgespielt haben.

Wir kommen auf keine Weise um diesen Punkt herum: Einmal muss der Versuch des Uebergangs von Wasser zu Land gemacht worden sein, und dass es im Stadium einer grossen Primitivität der Flosse geschah, ist sehr wahrscheinlich.

Noch einen anderen Punkt müssen wir hier in den Kreis der Betrachtung ziehen. Wir haben in der von aussen nach innen sich entfaltenden Knochenbildung einen Faktor, welcher für die Funktion der Gliedmasse als Stützorgan schon bei jenen hypothetischen Urformen eine Rolle gespielt haben mag. Denken wir uns einen Zustand, wo das Archipterygium zwar in seinem ganzen Typus voll erhalten, die Strahlen aber theilweise von der Knochenbildung ergriffen und von dünnen Knochenhülsen umhüllt waren. Eine Verwendung einer solchen Gliedmasse als Stützorgan musste auf die innere Beschaffenheit von Wirkung sein. Wir werden diese Betrachtungen natürlich nur in ganz allgemeiner Weise anstellen können und müssen uns die Einwirkung der Funktion auf den Bau des Organs als eine durch viele Generationen hindurch erst sich entfaltende denken.

Welche äusseren Anlässe etwa hierbei im Spiele waren, die eine Aenderung des Aufenthalts und der Lebensweise bedingten, können wir nicht erörtern und hat auch für unseren speziellen Zweck keine prinzipielle Bedeutung.

Die Wirkungen der erworbenen Stützstellung erblicke ich in Folgendem: Einmal trat eine Verkürzung der ganzen Flosse ein, mit der eine Verbreiterung Hand in Hand ging. Am Skelet wird dies in der Umwandlung des schlanken Axentheils in eine breite Knorpelplatte zum Ausdruck gekommen sein. Damit in Zusammenhang steht die Leistung, die jenen beiden Radien zufiel, welche am meisten gegen den Schultergürtel zu vom Stamm abgingen. Diese werden naturgemäss bei jedem Stützversuch ganz hervorragend belastet worden sein.

In diesen mechanischen Momenten möchte ich die Ursache erblicken dafür, dass im Unterschied von den anderen Thieren die Crosso- und Cheiropterygier sich ventrale Radien, wenn auch in geringer Zahl, so doch in sehr mächtiger Entfaltung bewahrt haben. Aus der Funktion des Ruderorgans wird der Bau des Crossopterygiums sehr schwer verständlich, denn für die Bewegung im Wasser sehen wir stets die dorsalen Radien die Hauptrolle spielen.

Man erkennt, dass die Betrachtungen ein eigenthümliches Licht auf die Vorgeschichte der Polypterinen werfen; sie führen uns zu der Hypothese, dass in der Vorfahrenreihe derselben Formen existirten, welche, wenn auch nur vorübergehend, Anfänge einer amphibischen Lebensweise besessen haben. Diese Annahme wird unterstützt durch die Organisation der Schwimmblase, sowie durch manche andere, den inneren Bau betreffende Punkte, in welchen eine Annäherung an die Organisation fossiler und recenter niederer Landwirbelthiere hervortritt. Auch die äusseren Kiemen am Operculum von Polypterus und Calamoichthys sind bemerkenswerth.

Mit der definitiven Rückkehr in das feuchte Element leiten sich sodann die sekundären Umwandlungen ein, welche am Crossopterygium den Flossencharakter wieder reiner hervortreten lassen.

Mit den Veränderungen am Skelet waren auch Umwandlungen der Muskulatur verbunden. Ich habe gezeigt, wie die innere Einknickung der Extremität, welche durch die distale Vorschiebung mittlerer und die proximale Vorlagerung marginaler Theile zu Stande kommt, auch an der Muskulatur sich ausprägt durch die Sonderung eines proximalen konvergenten und eines distalen divergenten Theiles der lateralen Flossenmuskulatur. Andererseits verhilft die mächtige Entfaltung der Rand-Radien der marginalen Muskulatur zu grösserer Selbstständigkeit. Zum Propterygium vom Schultergürtel gelangende Muskelmassen sondern sich von den die Flächen drehenden Partien, und in noch höherem Maasse wird eine coracometapterygiale Muskulatur individualisirt. Mit dem Mesopterygium rückt medial ein primitiver „Flexor“ distal, welcher ebenso wie der ihm gegenüberliegende Extensor eine Sonderung in oberflächliche und tiefe Theile erfährt.

Die Nerven behalten zunächst sehr primitive Verhältnisse bei. In Zusammenhang mit einer beginnenden caudalen Vorlagerung der Flosse bahnten sich die Anfänge einer Plexusbildung an.

Die Verhältnisse der Crossopterygier sind darin so einfach, dass wir sie wohl als ein ziemlich getreues Abbild des Vorfahrenzustandes der Landwirbelthiere betrachten können. Etwa vier ventrale Spinalnerven-Aeste lieferten die zur freien Extremität tretenden Stämme, welche wir als Pro-, Meso- und Metapterygialis unterschieden haben. Jeder theilt sich in laterale und mediale Aeste zu den betreffenden Flächen der Flosse.

Der Metapterygialis bleibt am betreffenden Rande, Pro- und Mesopterygialis vereinigen sich je mit ihren lateralen und medialen Aesten, sowohl funktionell als auch durch periphere Ansabildung zur Versorgung der primitiven Extensoren- und Flexoren-Massen. Im Einzelnen sei auf die betreffenden Beschreibungen im I. Theil verwiesen.

In diesem Zustande trennen sich die Bahnen der Crossopterygier und Cheiropterygier.

Der jugendliche Zustand der ersteren steht dem letzteren näher als der erwachsene. In gewissen Einzelheiten konnte dies sehr deutlich erwiesen werden. Ich erinnere an die Flossenform des jungen Calamoichthys, an die Beziehung des Mesopterygiums zum Propterygium, an die proximale Vereinigung der Marginalien.

Die sekundäre Umwandlung innerhalb der Crossopterygier verwischt manche bereits gewonnene Eigenarten. Die mächtige Entfaltung des Schultergelenkkopfes verhilft der an sich wenig geschickten Dickflosse zu freieren Drehbewegungen. Der schon erreichte proximale Zusammenhang der Marginalien wird wieder rückgängig gemacht. Das Mesopterygium dehnt sich unter dem Einfluss einer Ossifikation stark aus.

Die Actinalien dürften eine sekundäre Vermehrung an Zahl erfahren haben.

So gelangen wir zum fertigen Zustand der Crossopterygier, dessen Einzelheiten ich bereits am Schlusse des I. Kapitels zusammenfassend dargestellt habe.

Wir haben in dieser Gliedmassenform einen Parallel-Zweig des Cheiropterygiums vor uns. Dieser gliedert sich in zwei, dem Polypterus und Calamoichthys entsprechende Reihen, von denen ich den letzteren für die weniger primitive, an manchen Punkten dem Cheiropterygium nähere beurtheile. Eine Reduktionstendenz tritt in beiden Reihen hervor.

Wenden wir uns zur zweiten Wegstrecke der Entstehung des Cheiropterygiums.

Die bisher betrachteten Umwandlungen werden durch das längere, schliesslich dauernde Aufgeben des Wasserlebens fixirt. Die Flosse wird zum Stützorgan auf dem Lande, und damit verlieren viele Punkte im Bau derselben jegliche Bedeutung, während andere, die sich schon auszubilden begonnen hatten, eine ausserordentliche Wichtigkeit erlangen. Bedeutungslos wird der Hautsaum, wenigstens in seiner der Flosse zukommenden Beschaffenheit. Die terminalen Theile werden äusserlich und innerlich umgestaltet, indem die distalen Produkte der Actinalien zu längeren und komplizirteren Skeletbildungen auswachsen, welche in Vereinigung der knorpeligen Anlage mit distal hinzutretender Knochenbildung die Phalangen liefern. Die Kontinuität am distalen Rande wird gelöst entsprechend den einzelnen Fingern. Viel-

leicht geben die tiefgreifenden Umgestaltungen der Haut am distalen Rande das erste Moment ab für die in den Nagelbildungen uns begegnenden Komplikationen.

Die Zahl der Actinalien wird reduzirt. Ein Metactinale und vier Proactinalia bleiben übrig. Warum gerade diese Zahl eine solche überaus konstante Bedeutung erlangt, ist sehr schwer zu sagen. Wir können nur vermuthen, dass dieselbe mit einer für die Stützfunktion wichtigen Einrichtung in Beziehung stehen muss.

Mit solchen mechanischen Faktoren müssen wir hier sicher rechnen. Sie könnten es annehmbar erscheinen lassen, dass die Pentadactylie sich vielleicht mehrmals durch Konvergenz herausgebildet habe, weil dieser Zustand am besten der Abwickelung der belasteten Extremität vom Boden entspricht.

Wahrscheinlich ist es, dass eine Urform zu Grunde liegt, und dass bei dieser in jener Zeit, wo das Crossopterygium alle wesentlichen Charaktere des Cheiropterygiums erlangt hatte, auch die Beschränkung der Actinalien auf die Fünfzahl eingetreten war.

An den Rändern der Flosse fanden sich noch weitere kleine Skeletbildungen, die Epimarginalien. So lange dieselben mit den Actinalien sich in einer Reihe fanden, werden sie eine höhere funktionelle Bedeutung gehabt haben. Dass sie morphologisch den Actinalien nicht gleichwerthig sind, vielmehr den Marginalien zugehören, haben wir oben erörtert. Diese morphologische Ungleichwerthigkeit wird aber an der physiologischen einheitlichen Leistung aller an der Flossenbogenlinie gelegenen Skelettheile nichts geändert haben. Mit der Ausbildung der „Finger" traten die Epimarginalien in den Hintergrund, wofür noch Modifikationen anderer Theile von Bedeutung sind.

Die Epimarginalien sanken herab zu rudimentären Gebilden. Sie schwanden zum Theil, zum Theil aber blieben sie erhalten, ja in seltenen Fällen erfuhren sie eine Weiterbildung. Ihre Zwitternatur blieb bestehen. Als Theile von Strahlen, die doch nicht den Actinalien entsprechen, lieferten sie kleine Skeletbildungen (radiales Sesambein, Radiale externum, Pisiforme etc.), für die man bisher am Cheiropterygium keine Erklärung finden konnte. Sie dienten der Theorie von Praepollex, Praehallux und Postminimus zum Ausgangspunkt (s. u.).

Wir wenden uns nun zu den Veränderungen der mehr proximalen Theile des Skelets.

Voranstellen müssen wir diejenigen, welche zur Bildung des Stylopodium führen. Wir haben gesehen, wie die Marginalien proximal zusammenschliessen, und dass im Processus styloides eine wirkliche Knorpelkontinuität derselben zu Stande kommt. Dass dies geschah, ist vielleicht mit der zeitweisen Rückkehr der hypothetischen Vorfahrenformen in's Wasser in Zusammenhang zu bringen. Die Aufgabe der Marginalien war, für den proximalen Gelenkkopf eine Pfanne zu liefern. Nur so konnte eine einigermaassen zu Drehbewegungen geeignete Flosse wieder hergestellt werden. Als aber auf's Neue die Verwendung der Gliedmasse als Stützorgan sich geltend machte, da müssen gerade in dem kritischen Gebiet des Schultergelenkes die allergrössten Aenderungen der mechanischen Verhältnisse eingetreten sein. In erster Linie wich der Schulter-

gelenkkopf einer Pfannenbildung. Man darf sich wohl vorstellen, dass ganz direkt die Belastung der Gliedmasse durch den Rumpf einen Faktor bedeutet, welcher — unter der Aktion des die Skelettheile umhüllenden Muskelmantels — die Gliemasse gleichsam gegen den Schultergürtel verdrängt. Wohin aber mag sie sich vorgeschoben haben? Sollen wir etwa annehmen, dass der primäre proximale Gelenkkopf sich verkürzte und dass genau an seiner Stelle eine bedeutende Vertiefung entstand? Viel einfacher und richtiger ist es, anzunehmen, dass der Stieltheil der Extremität sich dort vorschob, wo er als Einheit zuerst sich gebildet hatte, nämlich medial vom Gelenkkopf, genau in der Lagerung, wie wir es bei Crossopterygiern sehen. Ich erblicke also in der medial vom Gelenkkopf liegenden Vertiefung den Anfang einer Schultergelenkpfanne. Dann wurde der lateral davon gelegene Kopf reduzirt und er mag vielleicht theils in das Material jener Limbusbildungen übergegangen sein, die wir am Schulter- und Hüftgelenk treffen, andererseits dürften wir in den supraglanoidealen Unebenheiten Reste desselben finden.

Durch diese Reduktion des Gelenkkopfes wurde ein Raum frei, in den hinein die Extremität und das Stylopodium sich vorschob und zu bedeutenderen Dimensionen sich entfaltete. Dass dabei die Kontinuität dieses neuen Abschnittes von dem übrigen Theil der Marginalien sich gelöst hat, ist ausserordentlich begreiflich. Denn es ist ja zweifellos eine direkte Folge der Belastung, dass der Stieltheil gegen den übrigen Abschnitt der Gliedmasse eine Abknickung erfährt. Es bildete sich der Gliedmassenwinkel aus, und die Lage desselben stimmt sehr gut überein mit den primitiven Verhältnissen des Stylopodium. Wir sahen dasselbe sich in medialer Richtung entfalten. Daher ist auch die ursprüngliche Haltung des Humerus, besonders aber des Femur, eine horizontale und in medialer Richtung vom Zeugopodium zum Gürtel sich erstreckende. Die laterale Wendung des Gliedmassenwinkels ist also in den Anfängen seiner Geschichte begründet und wird aus diesen erklärt. Fügen wir noch hinzu, dass am Stylopodium sich Knochenbildung entfaltete in derselben Weise, wie an anderen Theilen von Strahlen, so ist der Urzustand der Landwirbelthiere erreicht.

Die alte Kontinuität am Gliedmassenwinkel macht das Vorkommen intraartikulärer Apparate an der hinteren Extremität verständlich.

Von den Marginalien sind noch die distalen Theile als selbstständige Bildungen übrig, und wir bezeichnen diese nun als Pro- und Mesopodium. Beide blieben ziemlich in der alten Beschaffenheit bestehen, nur ändern sie ihre Stellung zu einander und zum Mesopodium.

Die schon in der ersten Periode der Cheiropterygium-Phylogenese begonnene distale Verlagerung des Mesopterygium resp. Mesopodium (beide sind ja einander homolog) dauert an, und auch diesen Prozess können wir vielleicht von der mechanischen Seite her beleuchten. Ein plattenförmiger, schon ziemlich weit distal verschobener Theil musste sich als Stützapparat des den Boden berührenden Abschnittes in vorzüglicher Weise eignen und zwar um so mehr, als das Mesopodium zwischen den Theilen des Zeugopodium hervortrat.

Dabei verhielten sich aber die beiden Zeugopodien verschieden von einander. Wir haben sowohl beim Crossopterygium als beim Cheiropterygium die eigenthümliche Beziehung der mittleren Knorpelplatte zum Propodium betrachtet. Lag doch gerade in diesem speziellen Punkte eine jener vorzüglichen Uebereinstimmungen, die nur durch meine Auffassung verständlich werden. — Dieses Verhalten ist, wie ich glaube, mit gewissen mechanischen Verschiedenheiten der Ränder der Gliedmassen in Beziehung zu bringen.

Die Abwickelung der Extremität vom Boden geschieht von einem Rande zum anderen. Sie beginnt stets am lateralen Rande und pflanzt sich zum medialen fort. Mit letzterem findet gleichsam das Abstossen statt. Erwägt man dies, so werden die Differenzen begreiflich. Es stützen sich Mesopterygium und Mesopodium gegen den lateralen Theil, d. i. gegen den ursprünglich dorsalen, das Propodium.

Die Linien stärksten Druckes gehen von den Actinalien aus zu diesem Skeletstücke hin und dieser Umstand wirkt auch (s. u.) auf das Mesopodium selbst sehr intensiv ein.

Der mediale — ursprünglich ventrale — Theil hingegen bleibt freier, weil er im Momente der bereits abnehmenden Belastung seine Hauptleistung verrichtet. Daher die Verschiedenheiten von Radius und Ulna, Tibia und Fibula. Dass diese schon bei den Crossopterygiern sich finden, kann eigentlich nur durch ehemalige Versuche, die Gliedmassen vom festen Boden abzuwickeln, erklärt werden. Das Mesopodium stützte sich also gegen das Propodium an, während es allmählich in seine definitive Lage gelangt. Da es distal mit den Actinalien in Beziehung stand, so mussten Linien stärksten Drucks in der Verlängerung der Actinalien durch das Mesopodium gegen das Propodium verlaufen.

Diese halte ich für wichtig zur Erklärung der Anordnung der einzelnen Skelettheile des Mesopodiums, deren sekundäre Ausbildung wir annehmen. Man wird sich diese Zerlegung der einheitlichen Carpal- resp. Tarsal-Platte als einen mit der Verlagerung gleichzeitig sich vollziehenden Prozess zu denken haben. Auch mag er mit dem Herantreten der Ossifikation an das knorpelige Mesopodium in Zusammenhang stehen.

Der Weg, den das Mesopodium zurückgelegt hat, wird durch die Membrana interossea gekennzeichnet. Die beiden Zeugopodien gelangten mehr und mehr in eine einander parallele Stellung, und dieser Zustand wird für die Belastung der günstigere sein. Das Mesopodium wurde nicht nur entsprechend den erwähnten Längslinien, sondern auch in dazu senkrechter Richtung zerlegt, und dies begreifen wir aus dem in transversaler Richtung erfolgenden Drucke bei der Fortbewegung.

So gelangen wir zur Ausbildung einer grösseren Zahl von Skeletbildungen, deren Beziehung zu den Strahlen bei den Amphibien auf's Deutlichste hervortritt. Auch die primitive Beschaffenheit des doppelten Centrale ist in diesem Sinne zu deuten. Vor allem aber ist es der Anschluss des Intermedium an das Propodium, welches die Anordnung beherrscht. Jetzt wird es leicht begreiflich, dass man in vortrefflicher Weise eine Axe durch die Propodialseite legen und Metapodium sowie die

Mesopodialknochen auf Strahlen beziehen kann. Meine Auffassung ist nur darin eine abweichende von der früheren, dass ich diesen Zustand als einen sekundären erachte. Seine hohe und mit Rücksicht auf die höher stehenden Wirbelthierformen primitive Bedeutung wird dadurch in keiner Weise alterirt.

Die Axe lege ich durch keinen bestimmten Finger, jedoch auf Grund der Vergleichung mit den Crossopterygiern durch die Gegend des II. Damit wird eine Annäherung an die ältere Auffassung GEGENBAUR's und ein naher Anschluss an diejenige von GOETTE erreicht.

Ueber die Veränderungen der Muskulatur und Nerven können wir uns kurz fassen. Die Hauptsachen wurden schon im vorigen Kapitel übersichtlich dargestellt. Auch werde ich bei späteren Gelegenheiten darauf zurückkommen.

Der Grundplan dieser Theile war schon im Crossopterygierstadium gegeben. Alles Weitere ist eine sekundäre Komplikation. An den Nerven besteht diese im Schaffen eines Plexus, einer Vereinigung der einzelnen Nervenstämme, für deren Zustandekommen mechanische Faktoren zur Erklärung herangezogen werden müssen, so die Lageverschiebung und die Stellungsänderung der Gliedmasse, sowie die Modifikation der ganzen Gestalt. In dem Verhalten der Landwirbelthiere sind aber noch viele, auf die Crossopterygier beziehbare Zustände ausgeprägt, so die Sonderung in Beuge- und Strecknerven. Andererseits vollzogen sich beträchtliche Umwandlungen, namentlich auf der lateralen Fläche. Auf der medialen zeigen höhere Wirbelthiere Erinnerungen an die alten Zustände.

Die Veränderungen der Muskulatur vom Crossopterygierstadium an habe ich bereits im vorigen Kapitel übersichtlich dargestellt. Hier will ich daher nur die Hauptresultate hervorheben.

Das Wichtigste ist, dass das laterale Flossensystem allmählich Beziehungen zum Gliedmassenwinkel erlangt hat. Funktionell lässt sich dies leicht begreifen. Mit der Ausbildung des Stylopodium tritt eine bedeutende Entfaltung der zonoseptalen Muskulatur ein, die sich auch am Rumpfe weiter ausdehnt. Ihr schon vorher gegebener Konvergenz- und Endpunkt dient dem distalen Ende des Stylopodium zur Anlagerung und die gesonderte Funktion der beiden Gliedmassentheile kommt in einer stärkeren Entfaltung der betreffenden Bindegewebsmasse und völliger Sonderung der proximal und distal davon gelegenen Muskulatur zum Ausdruck. Am distalen Abschnitt, bleiben die primitiven Verhältnisse relativ lange bestehen. Dies gilt auch von der medialen Fläche, an welcher die Flexorenmasse sich konzentrirt, indem das mediale Flossenseptum und das damit zusammenhängende tiefere Lig. zonomesopterygiale zum Stylopodium Beziehung gewinnen. Die metapodiale Gruppe erhält sich in ihrer Sonderstellung, nur differenzirt sie sich bedeutend zu vollständigeren Muskelindividuen — eine Modifikation, die auch allen anderen Theilen zukommt, am wenigsten noch relativ den Flexoren und Extensoren des distalen Gliedmassentheiles.

Auch bezüglich der Gefässe finden wir eine direkte Fortführung alter Zustände bei den Cheiropterygiern, indem die Art. interossea auch für diese als der älteste Zustand erscheint.

Wenn ich schliesslich mit besonderer Rücksicht auf das Gliedmassenskelet das Resultat meiner Untersuchung vorlegen soll, so fasse ich dasselbe folgendermaassen

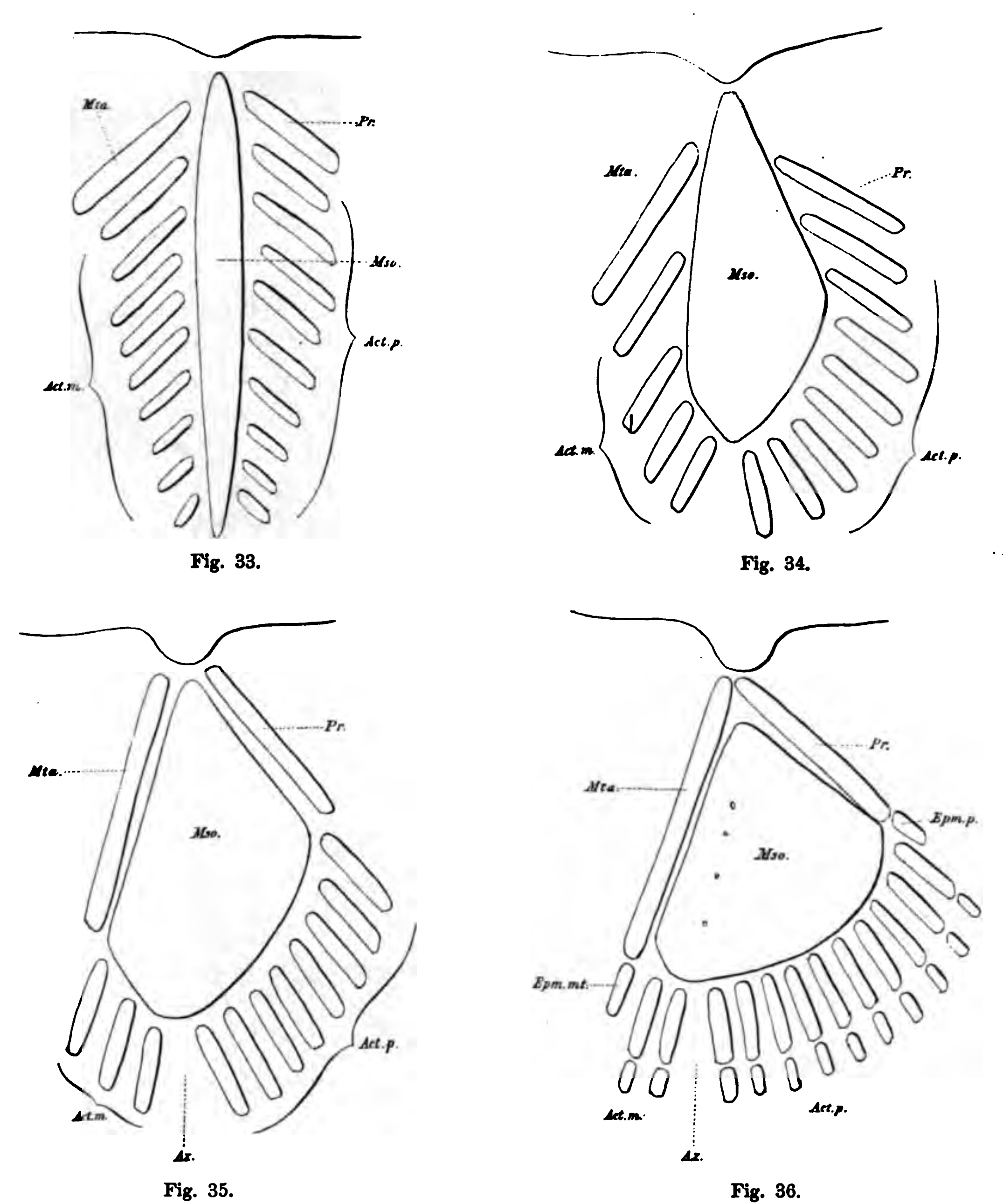


Fig. 33. Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36.

Fig. 33—36. Schemata zur Ableitung des Cheiropterygium-Skelets vom Archipterygium. Bezeichnungen wie auf den früheren Textfiguren und Tafeln.

zusammen, indem ich die in den früheren Abschnitten vorgebrachten Schemata hier zusammenstelle:

Das Cheiropterygium leitet sich von einem biserialen Archipterygium her. Vom Stamm des letzteren ist das Mesopodium er-

halten geblieben, nachdem es eine bedeutende distale Verlagerung erfahren hat. Von den Strahlen haben zwei am Rande gelegene (Marginalia) das Mesopodium (Carpus, Tarsus) aus der Verbindung mit dem

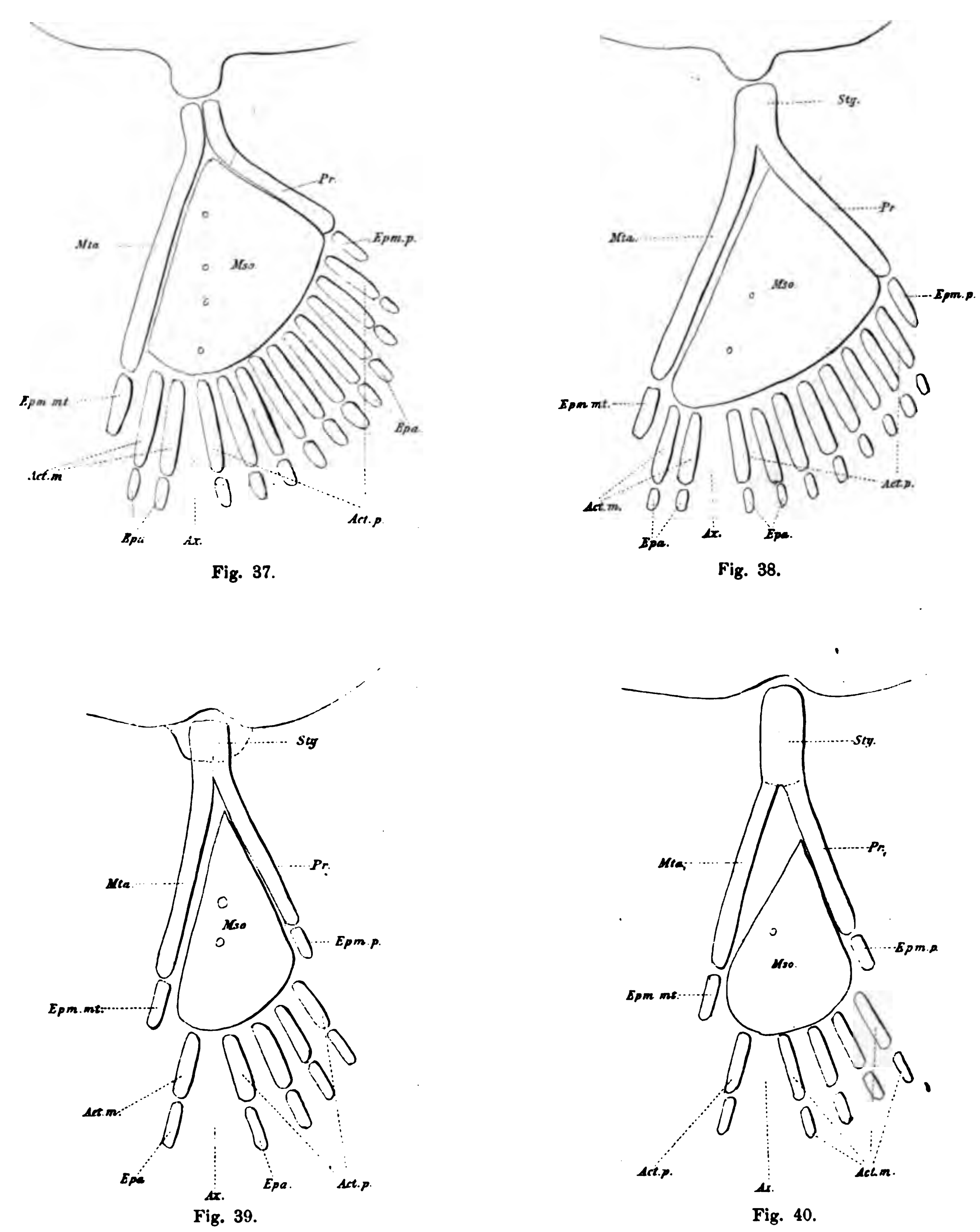


Fig. 37. Fig. 38.

Fig. 39. Fig. 40.

Fig. 37—40. Schemata zur Ableitung des Cheiropterygium-Skelets vom Archipterygium. Bezeichnungen wie auf den früheren Textfiguren und Tafeln.

Schultergürtel verdrängt und sich proximal an diesem miteinander vereinigt. Aus dieser Verschmelzung ist ein neuer Theil, das Stylopodium (Humerus, Femur), hervorgegangen, während die Reste der Marginalien als Komponenten des Zeugopodiums (Vorderarm, Unterschenkel) persistiren. Ein dorsales Stück leitet sich vom Propterygium niederer Zustände — Propodium (Ulna, Fibula), ein ventrales vom Metapterygium (Radius, Tibia) ab. Von den anderen Strahlen verbleiben vier dorsale (Proactinalia) und ein ventraler (Metactinale) erhalten. — Letzterer liefert Metacarpus I (und Metatarsus I), die anderen die übrigen Metacarpus- und

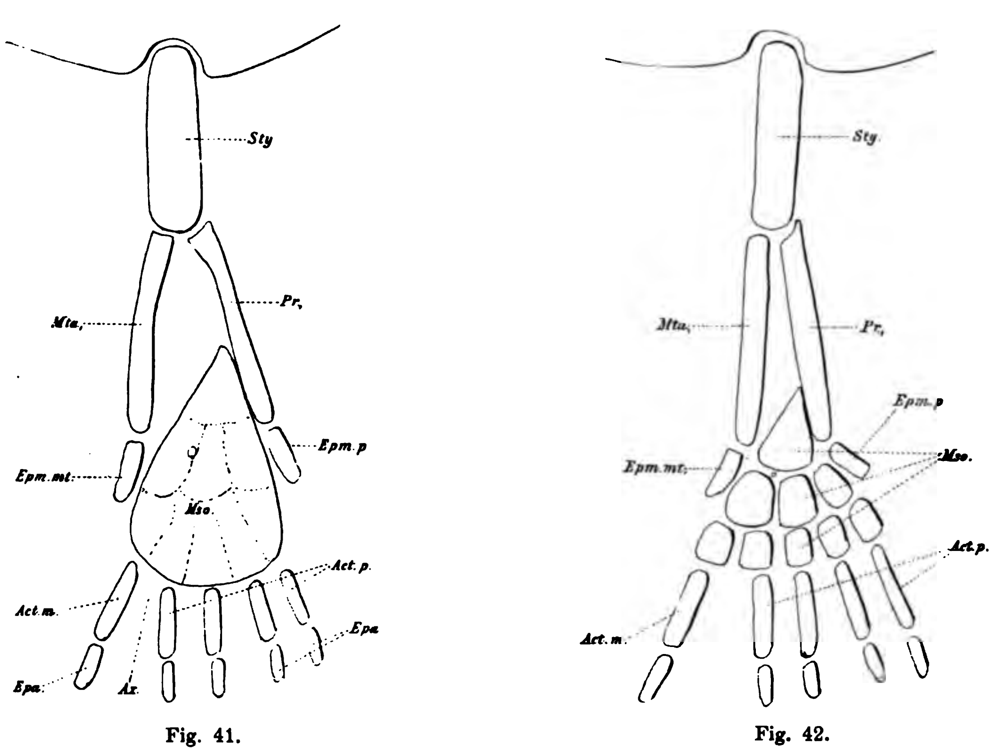


Fig. 41—42. Schemata zur Ableitung des Cheiropterygium-Skelets vom Archipterygium. Bezeichnungen wie auf den früheren Textfiguren und Tafeln.

Metatarsus-Knochen. Die von diesen Skeletstücken abgegliederten Epactinalia liefern die Phalangen. Aehnliche Abgliederungen der Marginalien sind die Epimarginalien (Praepollex, Praehallux und Postminimus). Die Axe fällt in die Gegend des II. Fingers. Die Brustflosse der Crossopterygier stellt ein vermittelndes Stadium mit nur geringer einseitiger Abzweigung von der Bahn dar, welche das Cheiropterygium vom Archipterygium herleitet.

Die Muskeln, Nerven und Gefässe des Crossopterygiums bieten überaus primitive Zustände dar, welche fast in allen Punkten als Ausgangspunkt für die Beurtheilung der Cheiropterygium-Befunde dienen können.

Die Vorgeschichte der Gliedmasse wird naturgemäss auch auf ihre späteren Veränderungen einen wichtigen Einfluss ausüben.

In der That bleiben gewisse Eigenthümlichkeiten von früheren Stadien der Phylogenese bis zu den höchsten Wirbelthieren hin an der Extremität erhalten, welche ohne die Kenntniss der Geschichte derselben ganz unverständlich waren.

Wo sich ursprünglichere Zustände erhalten — und dies ist selbst bei manchen der höchsten Placentalier, ja gerade beim Menschen der Fall — da zeigen sich ohne Weiteres manche Punkte, welche uns noch an das Flossenhafte der ganzen Bildung erinnern.

Als Beispiel hierfür können wir die Bewegungen am distalen Theile der Gliedmasse wählen. Die Rotationsbewegungen, die uns hier als Pronation und Supination entgegentreten, sind uralte Lokomotions-Modi, weit älter als die Beuge- und Streckbewegungen. Da der distale Theil der Extremität älter ist als der proximale, so treten hier die primitiveren Zustände deutlich hervor.

Die Verschiedenheit der Ränder der Gliedmasse ist eine uralte Einrichtung. Sie kann bei vielen Formen undeutlich werden, sie kann aber auch sekundär sich wieder stärker ausprägen. Jedenfalls haben wir es hier nicht mit einer allmählich erst erworbenen Einrichtung zu thun, sondern dieselbe geht zurück auf die Archipterygium-Zeiten und erinnert uns an die Axe, welche einst die Anordnung aller Theile der Extremität beherrschte.

Alle einseitigen Neubildungen der Landgliedmasse müssen an den Urzustand anknüpfen, sie sind gleichsam bestimmt durch denselben und werden so von der Vorgeschichte mitbeherrscht.

Wenn der Werth einer Theorie auch in erster Linie sich dadurch zu erkennen giebt, dass Zusammenhänge zwischen Zuständen aufgedeckt werden, die bisher nicht auf einander bezogen werden konnten — so sind es doch oft gerade geringere Momente, welche dadurch, dass sie mit einem Schlage verständlich gemacht werden, in überzeugender Weise die Richtigkeit der ganzen Lehre zeigen, und selbst Demjenigen, der sehr skeptisch solchen Dingen gegenübersteht, die Augen öffnen. Es giebt wohl kein Problem der Morphologie, bei welchem diese Probe auf die Richtigkeit des Exempels sich nicht anstellen liesse.

Auch in unserem Falle bleibt dies nicht aus. In diesem Sinne möchte ich die Theorie von Praepollex und Praehallux hier anführen. Wenn man erwägt, welche Schwierigkeiten jene kleinen Skeletstücke verursacht haben, welche am Rande der Extremität gelegen, einige Aehnlichkeiten mit Fingern darboten, so wird man es freudig begrüssen, dass nunmehr die Lösung der Frage nach dem Wesen derselben angebahnt ist.

Es ist eine Pflicht der Gerechtigkeit, anzuerkennen, dass diejenigen, welche auf diese Skeletbildungen die Aufmerksamkeit gelenkt haben, einem wichtigen Problem auf der Spur waren; freilich konnte die Deutung, welche man den betreffenden Bildungen gab, nicht befriedigen. Es waren eben keine Finger, und alle Versuche,

diese ihre Natur darzuthun, befriedigten nicht — konnten gar nicht, wie wir jetzt sehen, zu einem positiven Resultat führen.

Dennoch hatten die Vertreter der Lehre vom Praepollex und Praehallux in manchen Punkten ganz richtige Vermuthungen. Sie betonten, dass es sich um alte Bildungen handelte, im Gegensatz zu anderen Forschern, welche die betreffenden Theile als eine Neuerwerbung darthun wollten. In diesem Punkte stelle ich mich auf die Seite BARDELEBEN's gegen TORNIER. Auch in dem anderen Punkte wurde Richtiges geahnt, dass es sich um Theile handelte, welche mit Strahlen in Beziehung zu bringen sind. Dies ist ja in der That der Fall, aber in anderer Weise, als man früher annahm. Um Finger handelt es sich nicht, ein atavistisches Auftreten von solchen am Rande ist nicht anzunehmen. Meine Anschauungen schliessen eine solche Möglichkeit sogar bestimmt aus, indem sie zeigen, dass „Praehallux“ und „Praepollux“ nicht den Actinalien homolog sind. Sie sind mit den Epactinalien auf eine Stufe zu bringen, und damit erklärt sich das Räthselhafte ihrer Natur. Sie können sich einseitig fortbildend an distale Theile von Fingern erinnern. Eine atavistische Polydactylie könnte höchstens innerhalb der Actinalienreihe sich finden, hier aber wird sie von Doppelmissbildung nicht zu unterscheiden sein.

Mit diesen Resultaten hoffe ich eines der schwierigsten Probleme der Morphologie seiner Lösung genähert zu haben. Einwände gegen meine Ansichten werden nicht ausbleiben und werden auch nur förderlich sein können, soweit sie sich gegen bestimmte Punkte und Einzelheiten richten. Die gesammte Ableitung selbst glaube ich hinreichend fest basirt zu haben, um sie vor einem vernichtenden Angriff als gesichert betrachten zu können, aber in Einzelheiten mag ja meine Auffassung vielleicht Aenderungen zu erwarten haben.

Den Hauptwerth meiner neuen Anschauungen erblicke ich einmal darin, dass es nun möglich ist, in sehr einfacher Weise Fische und Landwirbelthiere miteinander zu verknüpfen und den komplizirten Befund des Cheiropterygiums in grossen Zügen von einem Urzustand herzuleiten — ein Punkt, der auch didaktisch nicht zu unterschätzen ist.

Sodann aber handelt es sich um die Beseitigung der Kluft zwischen den Fischen und Amphibien in einem wichtigen Organsystem. Dies dürfte vielleicht auch auf die Beurtheilung anderer Theile zurückwirken und eine unbefangenere Anerkennung mancher Zusammenhänge herbeiführen.

In einem dritten Punkte verspricht das Ergebniss für weitere Untersuchungen fruchtbar zu werden. Haben wir doch durch die Rückführung des Cheiropterygiums auf einfache Anfänge eine Anschauung über den Zustand gewonnen, von dem aus die Eigenthümlichkeiten der Landgliedmasse bis in die Einzelheiten hinein verstanden werden können.

Litteratur-Verzeichniss.

1. BALFOUR, On the Development of the Skeleton of the Paired Fins of Elasmobranchii, considered in relation to its Bearings en the Nature of the Limbs of the Vertebrata. Proceedings of the Zool. Soc. of London 1881.
2. BARDELEBEN, Hand und Fuss. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Strassburg 1894.
3. BAUR, Ueber das Archipterygium und die Entwickelung des Cheiropterygium aus dem Ichthyopterygium. Zool. Anzeiger VIII. 1885, pag. 663.
4. BAUR, Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. 1. Theil. Batrachia (Urodela). Jena 1888.
5. BOAS, Ueber Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrbuch VI. Bd. 1880.
6. BOLK, Beziehungen zwischen Skelet, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel, an dessen Muskulatur, sowie am Plexus lumbosacralis. Morphol. Jahrbuch XXI, 1894.
7. BOLK, Rekonstruktion der Segmentirung der Gliedmassenmuskulatur, dargelegt an den Muskeln des Oberschenkels und des Schultergürtels. Morphol. Jahrbuch XXII, 1895.
8. BOLK, Die Sklerozonie des Humerus. Zugleich ein Beitrag zur Bildungsgeschichte dieses Skelettheils. Morphol. Jahrbuch XXIII, 1895.
9. BORN, Die sechste Zehe des Anuren. Morphol. Jahrbuch I, 1876.
10. BRAUS, Ueber die Rami ventrales der vorderen Spinalnerven einiger Selachier. Inaug.-Diss. Jena 1892.
11. BUNGE, Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern. Jen. Zeitschr. VIII. Bd. 1874.
12. CREDNER, Die Stegocephalen des Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschrift der Deutschen Geol. Gesellschaft, Bd. XXXIII—XLV, 1881—1893.
13. v. DAVIDOFF, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische. I. Theil. Haie, Chimaera und Ganoidei chondrostei. Morphol. Jahrbuch V, 1889. II. Theil. Ganoideiholostei. Morphol. Jahrbuch VI, 1880. III. Theil. Ceratodus. Morphol. Jahrbuch IX, 1884.
14. v. DAVIDOFF, Ueber die Varietäten des Plexus lumbosacralis von Salamandra maculosa. Morphol. Jahrbuch IX, 1884.
15. DOEDERLEIN, Das Skelet von Pleuracanthus. Zool. Anz. XII, 1889.
16. DOLLO, Sur la Phylogénie des Dipneustes. Bulletin de la Société belge de géologie, de palaeontologie et d'hydrologie. T. IX. Année 1895.
17. EISLER, Die Homologie der Extremitäten. Morphologische Studien. Abhandl. der Naturforsch.-Ges. zu Halle. Bd. XIX, Halle 1895.
18. EMERY, Ueber die Beziehungen des Cheiropterygium zum Ichthyopterygium. Zool. Anz. X, 1887.
19. EMERY, Zur Morphologie des Hand- und Fuss-Skelets. Anat. Anz. V, 1890.
20. EMERY, Etudes sur la morphologie des membres des Amphibiens et sur la phylogénie du Cheiropterygium. Archives italiennes de Biologie Tome XXII, 1894.
21. EMERY, Studi sulla Morphologie dei membri degli anfibi e sulla filogenia del chiropterigio. Dal Laberatorio di zoologia della R. Università di Bologna 1894.
22. FISCHER, Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotromen. I. Hamburg 1864.
23. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Jen. Zeitschr. VII, VIII, Morphol. Jahrbuch I. 1875, 1876.
24. FÜRBRINGER, Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morphol. Jahrbuch V. 1879.
25. FÜRBRINGER, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam 1888.
26. FRITSCH, Fauna der Gaskohle und der Permformation Böhmens. Bd. I, II, III, 1879—1893.

27. GARMAN, Chlamydoselachus anguineus, a living species of Cladodont Sharks. Bull. Mus. Harvard. Coll. Vol. 12, 1885.

28. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. I. Heft. Carpus und Tarsus. II. Heft. 2. Theil. Brustflosse der Fische. Leipzig 1864 u. 1865.

29. GEGENBAUR, Ueber das Gliedmassenskelet des Enaliosaurier. Jen. Zeitschr. V, 1870.

30. GEGENBAUR, Ueber das Skelet der Gliedmassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbesondere. Jen. Zeitschr. V, 1870.

31. GEGENBAUR, Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. II. 1877.

32. GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Leipzig 1878.

33. GEGENBAUR, Zur Gliedmassenfrage. An die Untersuchungen VON DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen. Morphol. Jahrb. V. 1879.

34. GEGENBAUR, Kritische Bemerkungen über Polydactylie als Atavismus. Morphol. Jahrb. XIV. 1880.

35. GEGENBAUR, Ueber Polydactylie. Morphol. Jahrb. XIV. 1888.

36. GEGENBAUR, Bemerkungen über den M. flexor brevis pollicis und Veränderungen in den Handmuskeln. Morphol. Jahrb. XV. 1889.

37. GEGENBAUR, Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morphol. Jahrb. XXII. Bd. 1894.

38. GEGENBAUR, Clavicula und Cleithrum. Morphol. Jahrbuch XXIII. Bd. 1895.

39. GÖPPERT, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrbuch XXIII. 1895.

40. GOETTE, Ueber Entwickelung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche. Leipzig 1879.

41. GÜNTHER, Description of Ceratodus, genus of Ganoid Fishes recently discovered in rivers of Queensland. Philosophical Transact. of the Roy. Soc. of London vol. 161 Part. III. 1871.

42. HASWELL, On the Structure of the Paired Fins of Ceratodus with Remarks on the General Theory of the Vertebrate Limbs. Proceedings Linn. Soc. N. S. Wales vol. XII.

43. HATSCHEK, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. Verhandl. der anat. Gesellschaft. III. Vers. Berlin 1889.

44. HOWES, On the Skeleton and Affinities of the Paired Fins of Ceratodus with Observations upon these of the Elasmobranchii. Proceed. of the zool. Soc. London 1887.

45. HUMPHRY, The muscles of Ceratodus. Journal of Anat. and Physiol. vol. XI. 1872.

46. HUXLEY, On the limbs of Vertebrata. Medical Times and Gazette 1864.

47. HUXLEY, Contribution to the Morphology Ichthyopsida. No. 1. On Ceratodus Forsteri with Observation on the Classification of Fishes. Proceedings of the Zoolog. Society of London 1876.

48. KEHRER, Beiträge zur Kenntniss des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Ber. Ges. Nat. Freiburg. I. 1886.

49. KLAATSCH, Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrbuch XVI. 1890.

50. KOLLMANN, Handskelet und Hyperdactylie. Verh. d. Anat. Ges. II. Versammlung. Würzburg 1888.

51. LEBOUCQ, Recherches sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. de Biologie. Tome V. 1884.

52. LEBOUCQ, Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anat. Anz. I. 1886.

53. DE MAN, Myologie comparée de l'extrémité postérieure chez les amphibiens. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. II. 1874--1878.

54. MARSH, The Limbs of Sauranodon. Amer. Journ. of Sciences vol. XIX. 1880.

55. METTENHEIMER, Disquisitiones anatomica-comparativae de membro piscium pectorali. Diss. inaug. Berl. 1847.

56. MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte. MERKEL-BONNET. Bd. III. 1893. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte. MERKEL-BONNET. Bd. V. 1895.

57. OWEN, On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. Rep. of Brit. An. for Adv. of Sc. 1846.
58. W. K. PARKER, A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum in the Vertebrata. Roy. Society, London 1867.
59. POLLARD, On the Anatomy and phylogenetical Position of Polypterus. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. V. Bd. 1891.
60. RAUTENFELD, Morpholog. Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmasse bei Ganoiden und Teleostiern. Dorpat 1882.
61. ROSENBERG, Ueber einige Entwickelungsstadien des Handskelets der Emys lutaria Marsili. Morphol. Jahrbuch XVIII. 1891.
62. SAGEMEHL, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyperinoiden. Morphol. Jahrbuch XVII. 1890.
63. SCHNEIDER, Ueber die Dipnoi und besonders die Flosse derselben. Zoolog. Beiträge. II. 1887.
64. SEMON, Verbreitung, Lebensweise und Fortpflanzung des Ceratodus Forsteri und Atlas der Entwickelung der Körperform des Ceratodus. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jena 1893.
65. STRASSER, Zur Entwickelung der Extremitäten-Knorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrbuch V. 1879.
66. THILENIUS, Das Os intermedium antebrachii des Menschen. Morphologische Arbeiten (Schwalbe). V. Bd. 1894.
67. D'ARCY W. THOMPSON, On the Hind-Limb of Ichthyosaurus and on the Morphology of vertebrate Limb. Journal of Anatomy and Physiologie vol. XX. 1885.
68. TORNIER, Giebt es ein Praehalluxrudiment? Sitzungsber. der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin 1889.
69. TRAQUAIR, Notes on the Genus Phaneropleuren with a description of a New Species from the Carboniferous Formation. The geological Magazine vol. VIII. 1871.
70. WIEDERSHEIM, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrb. II. 1777.
71. WIEDERSHEIM, Ueber die Vermehrung des Os centrale in Carpus und Tarsus des Axolotl. Morphol. Jahrb. VI. 1880.
72. WIEDERSHEIM, Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
73. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Dritte Auflage. Jena 1893.
74. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. Anat. Hefte. MERKEL-BONNET. IV. 1894.
75. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Unterschenkels. Anat. Hefte. MERKEL-BONNET. V. 1895.

Tafel-Erklärung.

Für mehrere Figuren gemeinsam geltende Bezeichnungen.

Aeussere Form.

my. Myaltheil.
de. Dermaltheil.
ap. Flossenspitze.
fl b. Flossenbogenlinie.
mgp. Margopropterygialis. — propodialis — dorsalis.
mgm. Margo metapterygialis — metapodialis — ventralis.

Skelet.

Pr. Propterygium.
Mso. Mesopterygium.
Mta. Metapterygium.
Act. Actinalia.
Act. p. Pro-Actinalia.
Act. m. Met-Actinalia.
Epa. Epactinalia.
Epm. pr. Epimarginale propterygiale.
Epm. mt. Epimarginale metapterygiale.
Os. Mso. Ossifikation des Mesopterygium.
For. Mso. Foramina Mesopterygii.
Sty. Processus styloides Marginalium.
Z. Schultergürtel.
Gl. Schultergürtelgelenkkopf.
Clei. Cleithrium.
Cla. Clavicula.
Co. Coracoidplatte.
For. Co. Foramen coracoideum.
Ax. Richtung der Flossenaxe.
Ca. pr. Cartilago parapropterygialis.
Lig. Cl v. Ligamentum cleithrovertebrale.
Lig. ZMs. Lig. zonomesopterygiale.

Muskulatur.

spt. lat. Laterales Flossenseptum.
spt. med. Mediales Flossenseptum.
z. spt. Musculus zonoseptalis.
co. spt. „ coracoseptalis.

spt. act. Musculus septoactinalis.
ms. act. „ mesopterygioactinalis.
ext. sup. „ extensor superficialis.
ext. prof. „ extensor profundus.
marg. pr. „ marginalis propterygii.
gl. pt. „ glenopterygialis.
co. mta. „ coracometapterygialis.
z. prt. med. „ zonopropterygialis medialis.
z. prt. lat. „ „ lateralis.
flex. sup. „ flexor superficialis.
flex. prof. „ „ profundus.
p. mta. Pars metapterygialis.
p. prt. „ propterygialis.
su. prt. Sulcus propterygialis.
su. mta. „ metapterygialis.

Nerven.

I. Nervus pterygialis primus.
II. „ „ secundus.
III. „ „ tertius.
IV. „ „ quartus.
προ. Nervus propterygialis.
μσο. „ mesopterygialis.
μτα. „ metapterygialis.
l. Ramus lateralis.
m. Ramus medialis.

Tafel I.

Fig. 1. Skelet der linken Brustflosse eines 18 cm langen **Calamoichthys**, von der lateralen Seite her gesehen.

Im Mesopterygium beginnt eine Ossifikation aufzutreten. Das Propterygium hängt bei x durch das Knorpelmaterial seiner distalen Epiphyse innig mit demjenigen des Mesopterygium zusammen. Alles Specielle ergiebt sich aus dem Text. Die Epactinalia sind nur zum Theil angegeben. Vergr. 35 : 1.

Fig. 2. Dasselbe Objekt von einem 25 cm langen **Calamoichthys.** Die Vergleichung mit Fig. 1 zeigt vor allem: 1. Die Grössenzunahme des Mesopterygium, dessen Ossifikation sich weiter entwickelt hat. 2. Die völlige Sonderung des Propterygium vom Mesopterygium. 3. Die distale Verlagerung des distalen Mesopterygium-Randes. 4. Das relative Zurückbleiben der Actinalia im Wachsthum. Im Uebrigen siehe Text. Vergr. 28 : 1.

Fig. 3. **Calamoichthys,** 18 cm lang. Die mit x bezeichnete Stelle der Figur bei stärkerer Vergrösserung.

Auch bei dieser tritt die kontinuirliche Verbindung der Knorpelmasse des Pro- und Mesopterygium auf. *Kn.* Knochen, die dünne periostale Rinde um das im Innern noch ganz knorpelige Propterygium bildend. Vergr. 200 : 1.

Fig. 4. **Calamoichthys** 18 cm. Die Gelenkverbindung der Marginalia für den Schultergürtel von der medialen Seite her gesehen bei stärkerer Vergrösserung. Zwischen Pro- und Metapterygium ist der proximale Angulus des Mesopterygium sichtbar. Die beiden Marginalia hängen in ihren proximalen Epiphysen mit einander zusammen und bilden auf der medialen Seite die von mir als Processus styloides bezeichnete Bildung, in welcher ich das Homologon des Stylopodiums (Humerus) am Cheiropterygium erblicke.

Der Proc. styloides läuft in eine scharfe, vom Metapterygium zum Propterygium absinkende Kante aus, welche sich auf der medialen Seite des Schultergürtelgelenkkopfes proximal vorschiebt.

Die beiden Marginalia sind im Innern noch ganz von Knorpel gebildet. *Kn.* bezeichnet auch hier die dünnen periostalen Knochenhülsen der beiden Skeletstücke. Vergr. 100 : 1.

Tafel II.

Fig. 5—10 geben Darstellungen der Muskulatur der Polypterus-Brustflosse in natürlicher Grösse. Fig. 5, 6, 7, 8 sind der rechten, Fig. 9, 10 der linken Flosse entnommen.

Fig. 5. Ansicht von der lateralen Seite her. Zu beachten vor allem das laterale Flossenseptum und die Komposition der lateralen Flossenmuskulatur aus einem proximalen Theil, dessen Fasermassen zum Septum konvergiren und aus einem distalen Theil, in welchem dieselben zur Flossenbogenlinie divergiren. Die untere Spitze der Coracoidplatte ist eben noch sichtbar.

Fig. 6. Ansicht von der medialen Seite her. Das mediale Flossenseptum. Sonderung des Flexor superficialis in eine pro- und metapterygiale Portion.

Fig. 7. Ansicht vom dorsalen oder propterygialen Rande aus. Sulcus propterygialis.

Stärker ausgeprägte Gliederung einzelner Muskelgruppen. Verschmälerung der ganzen Extremität in ihrer Mitte.

Fig. 8. Ansicht vom ventralen oder metapterygialen Rande aus. Unter dem freien Rande des Coracoseptalis erscheinen der Mesopterygioactinalis und Coracometapterygialis. Sulcus metapterygialis.

Fig. 9 und 10 zeigen die tiefe Extensoren- und Flexoren-Muskulatur nach Entfernung der oberflächlichen. Bezüglich des Skelets vergleiche man Tafel I und die Textfiguren.

Fig. 9. Ansicht der lateralen Seite. Der Zonopropterygialis lateralis mit der in seine Endsehne eingebetteten Cartilago parapropterygialis ist in seinem distalen Theil erhalten. Divergenz der Fasern des tiefen Extensor.

Fig. 10. Ansicht der medialen Seite. Theile des Zonopropterygialis und Coracometapterygialis erhalten. Das Ligamentum zonomesopterygiale und seine Beziehungen zum tiefen Flexor treten deutlich hervor. Ventral ist ein die beiden Flexoren verbindendes Muskelbündel durchschnitten sichtbar.

Tafel III.

Fig. 11 stellt den vorderen Theil eines 50 cm langen Polypterus in der Ventral-Ansicht dar. Die Rumpfwandung ist jederseits zur Seite geschlagen. Der Schultergürtel ist in der Mitte durchschnitten und auf der rechten Seite zurückgeschlagen. Das Perikard ist eröffnet. *cor.* das Herz in demselben.

Rechts und links davon erblickt man die hintere Begrenzung des Kiemendarms. Ferner ist sichtbar die Lebervene (*V. hep.*) und die Leber; auch die Schwimmblase.

Seitlich davon sind die zu den Flossen tretenden Nerven dargestellt. Die linke Seite zeigt die Beziehung der vier Nervi pterygiales (I, II, III, IV) zu den Nachbartheilen, besonders zum Ligamentum cleithrovertebrale (*Lig. Cl. V.*), welches von vorderen Theilen der Wirbelsäule zum dorsalem Vorsprung des Cleithrums geht.

Auf der rechten Seite des Thieres ist die Flosse in die Supinationsstellung gebracht worden, sodass der metapterygiale (ventrale) Rand cranial, der propterygiale caudal gelagert ist. Die nach innen vom Schultergürtel gelegenen Muskelmassen sind grösstentheils entfernt.

Von der Flossenmuskulatur ist sichtbar das mediale Flossenseptum, der Flexor superficialis mit seinen beiden Theilen, der Zonopropterygialis medialis, der Coracometapterygialis. Die scharfe Knickungslinie nach innen von der Flosse bezeichnet den untern Rand des Coracoid; und weiter nach innen ist das Foramen coracoideum sichtbar. In dieses tritt die Arteria pterygialis ein (*art*).

προ Nervus propterygialis, hervorgegangen aus *I* und *II*. 1. Ast zur Rumpfmuskulatur. 2. Aeste zum Zonopropterygialis. 3. Ast nach vorn, lang und schmal sich zu den unter der Clavicula gelegenen Muskelmassen begebend. *μσο* Nervus mesopterygialis, aus *III* hervorgegangen*). *l*. Lateraler Ast von *μσο* ins Foramen coracoideum eintretend, mit der Arterie. *m*. Medialer Ast zum Flexor sich begebend. *μτα*. Nervus metapterygialis aus *IV*. 2 Aeste zur Muskulatur auf der Innenseite des Schultergürtels. *l*. Lateraler Ast zum Coracometapterygialis. *m*. Medialer Ast zum metapterygialen Theil des Flexor.

Fig. 12 und 13 geben Detailbilder der Nervenvertreibung an der lateralen und medialen Fläche der Flosse. Die oberflächlichen Extensoren- und Flexoren-Massen sind entfernt.

Fig. 12. Der Schultergelenkkopf (*Gl*) ist in die Darstellung aufgenommen, um die Lage der äusseren Oeffnung des Foramen coracoideum zu demselben zu zeigen. Lateral vom Gelenkkopf entspringt der schmale, als Glenopterygialis (*gl pt*) bezeichnete Muskeltheil des Extensor. Die über dem Gelenkkopf entspringenden Muskelmassen (zonoseptalis etc.) sind durchschnitten und zurückgeschlagen.

Ueber die proximale Epiphyse des *Pr*. schlägt sich der mediale Ast der *προ* zur Medialfläche. *προ*. Stamm des Nervus propterygialis entsendet 5.**) Ast zum zonoseptalis. 6. kleiner Ast zum Schultergelenk. 7. Ast zum oberflächlichen Extensor. 8. Aeste die oberflächlichen und tiefen Extensor versorgen und sich demgemäss in oberflächliche und tiefe Aeste sondern. *μσο l*. ist der laterale Ast der des *μσο*, dessen Eintritt ins Foramen coracoideum auf Fig. 11 sichtbar ist. Uebertritt dieses Nerven über die proximale Epiphyse des Metapterygium. 10. Ast zum Glenopterygialis. 9. Aeste zu tiefem und oberflächlichem Extensor, wie 8.

Fig. 13. Medialfläche der Flosse. *Lig. Z. Ms.* Ligamentum zonomesopterygiale. Theilung des *προ* in *l*. Ramus lateralis (s. Fig. 12) und *m*. Ramus medialis. Der oberflächliche Flexor ist durchschnitten und theilweise erhalten, sodass man die Sonderung der Aeste der *προ m* in oberflächliche und tiefe erkennen kann. Dasselbe ist bei *μσο m* der Fall, dem medialen Ast des *μσο* Nervus mesopterygialis.

Tafel IV.

Sämmtliche Figuren stellen Schnitte der Brustflossen von **Calamoichthys** dar, welche parallel zur Oberfläche derselben geführt wurden.

Fig. 14. **Calamoichthys** 12 cm Länge. Rechte Brustflosse. Der Schnitt hat Pro- und Metapterygium in grosser Ausdehnung getroffen, desgl. Mesopterygium, dessen Zusammenhang mit dem Pro-

*) In Folge eines Versehens ist der betreffende Strich auf der Figur nicht genügend weit gezogen worden, sodass er fälschlich bei *NI* endet. Dasselbe ist bei dem Aste *l* von μσο der Fall.

**) Die Zahl 5 ist auf der Figur vergessen worden. Sie muss zwischen den Bezeichnungen *zopt* u. προ stehen.

pterygium sichtbar ist. Zu beachten ist die einander mehr parallele Stellung der proximalen Theile der Marginalia und die relativ geringe Ausdehnung des Mesopterygium in dieser Region. Auf der Aussenfläche des Mesopterygium liegen Theile des Extensor profundus. Ferner von Muskeln sichtbar: Theile des Zono-propterygialis lateralis und des Coraco-metapterygialis. Von den Proactinalien erblickt man Theile der distalen Epiphysen, die zum Theil zusammenhängen. Links liegt ferner das Epimarginale propterygiale; rechts sieht man die proximalen Theile zweier Strahlen des dermalen Skelets. Vergr. 50 : 1.

Fig. 15. **Calamoichthys** 25 cm. Linke Brustflosse. Der Schnitt liegt etwas medial vom Mesopterygium und trifft das Propterygium in ganzer Länge. Von Skelettheilen ist ferner sichtbar: Der Schultergelenkkopf, der proximale und distale Theil des Metapterygium, die Ossifikation des Mesopterygium, ein Theil der Proactinalia, das Epimarginale propterygiale und zum Theil noch eben gefressen die Epactinalia. Von Muskeln Zonopropterygialis lateralis, der Coracometapterygialis, Theil der Flexor profundus. Von Nerven sind in der Höhe des Schultergelenkes kleine Strecken des N. pro- und metapterygialis sichtbar. Von Gefässen erkennt man die Arteria pterygialis in der Nähe der proximalen Epiphyse des Metapterygium und die grosse Vena pterygialis. Vergr. 25 : 1.

Fig. 16. Schnitt derselben Serie wie Fig. 15, nur etwas mehr lateral. Das Metapterygium ist jetzt der Länge nach getroffen, während vom Propterygium nur die proximale Epiphyse angeschnitten ist. Von Skelettheilen ferner sichtbar: Der Schultergelenkkopf, das Mesopterygium mit einem Theil seiner Ossifikation, die Cartilago parapropterygialis, zahlreiche Proactinalia und die Metactinalia, ferner das Epimarginale metapterygiale und einige Epactinalia.

Von Muskeln dieselben wie auf Fig. 15, ferner eine kleine gesonderte Portion des Extensor, welche von der Cartilago parapropterygialis entspringt, und die im Text als Musculus marginalis Propterygii erwähnt wird.

Von Nerven sieht man den lateralen Ast des Nervus propterygialis über die proximale Epiphyse des Propterygium zum Extensor prof. treten; auch einige Aeste zum Zonopropterygialis sind sichtbar. Auf der anderen Seite zeigt sich ein ganz kleines Stück des Nervus metapterygialis. Von Gefässen ist eine kurze Strecke der Art. pterygialis sichtbar, ferner einige kleinere Gefässe auf der Lateralfläche des Mesopterygium, die theils auf Aeste der Art. perforantes, theils auf Quellen der Vena pterygialis externa zu beziehen sind. Vergr. 25 : 1.

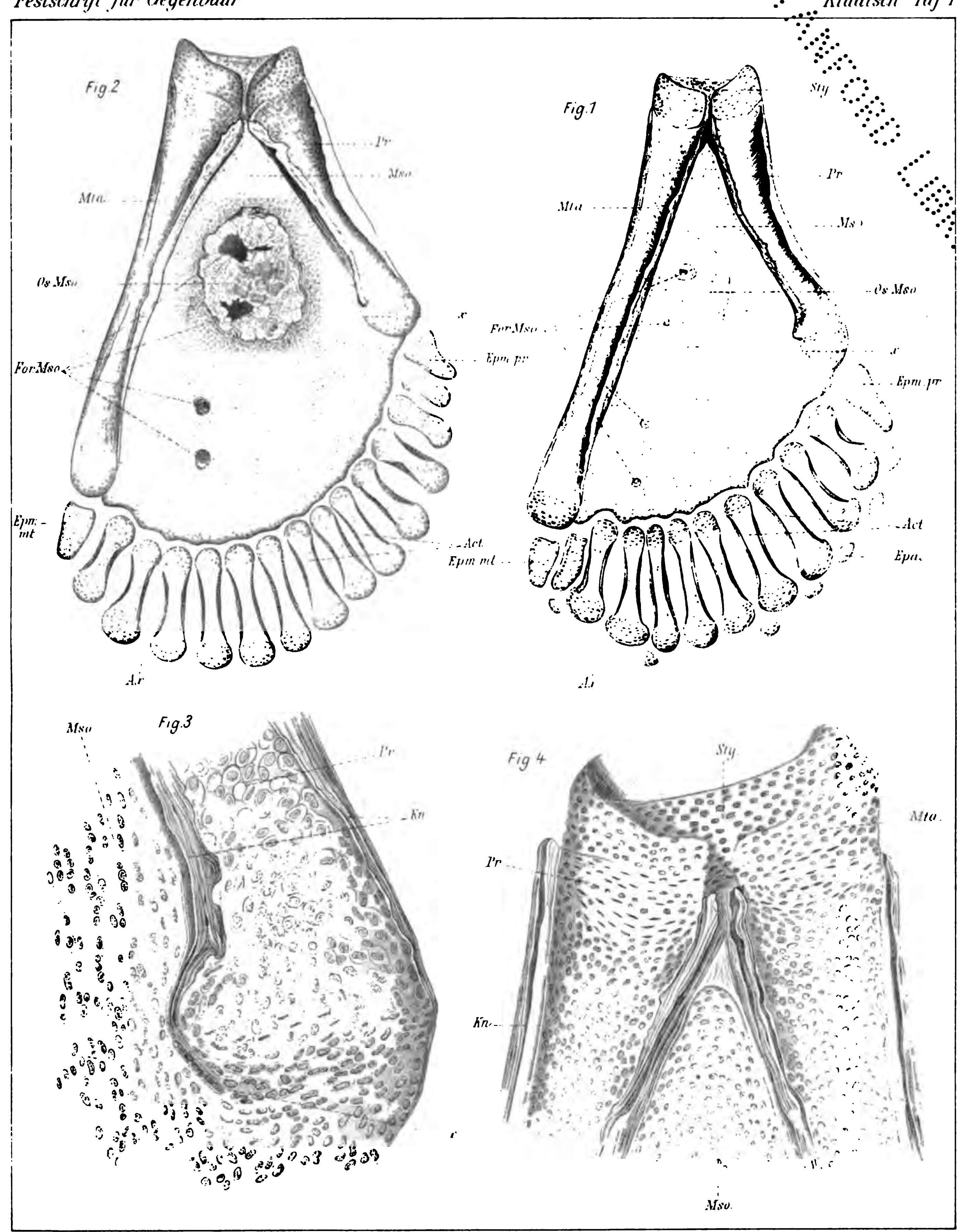
Fig. 17. **Calamoichthys** von 12 cm Länge. Schnitt von der medialen Fläche des Mesopterygium. Dieses ist nicht sichtbar, von dem Pro- und Metapterygium zeigt sich der proximale Theil und zwar jene Partie, welche durch die Verschmelzung der knorpeligen Epiphysen entsteht und als Proc. styloides bezeichnet wird.

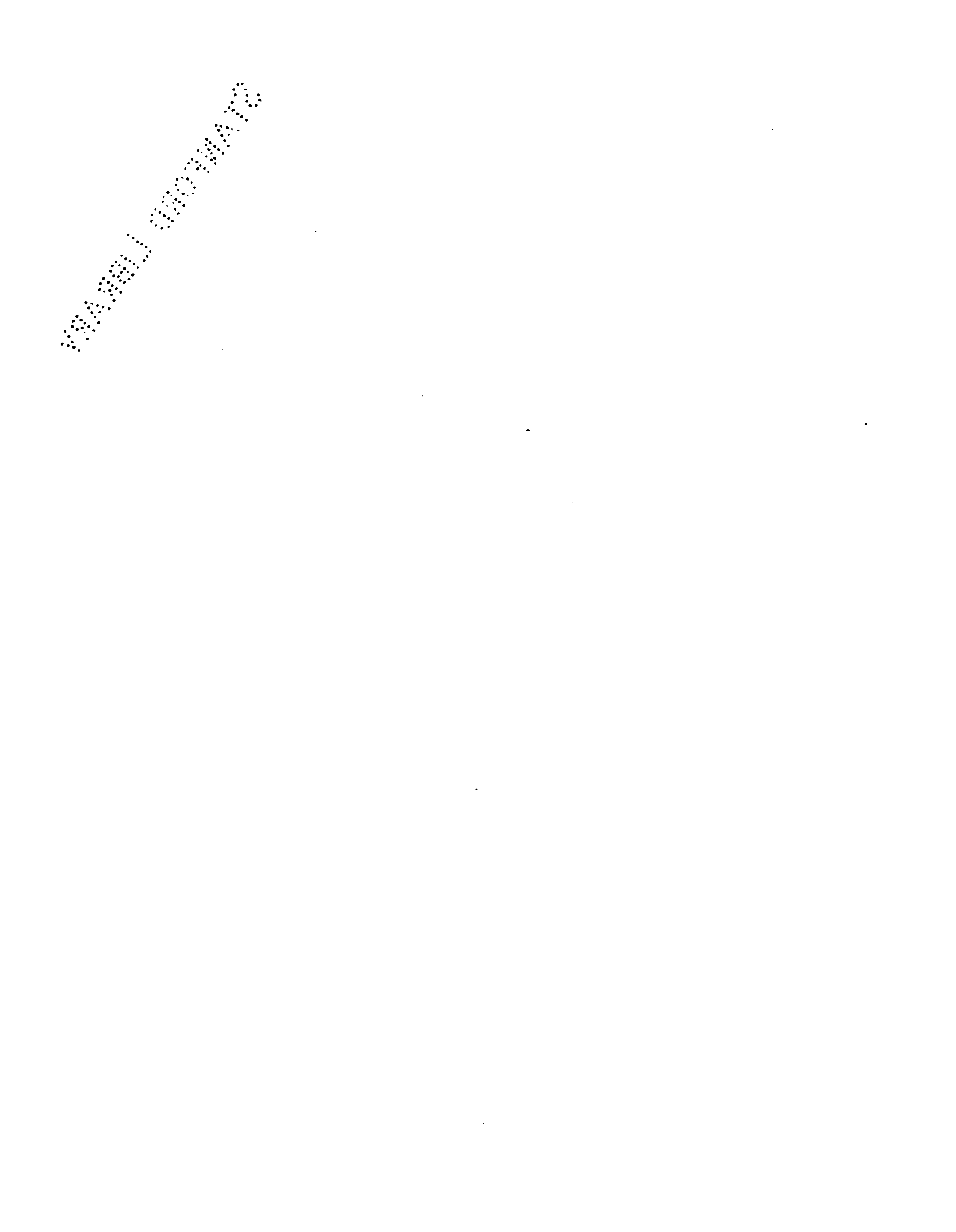
Von Muskeln sind Theile des Zonopropterygialis medialis in verschiedener Richtung der Fasern durchschnitten; ferner sieht man Theile des Coracometapterygialis und in grosser Ausdehnung den Flexor profundus, der aber nicht bis zum distalen Rand dargestellt ist.

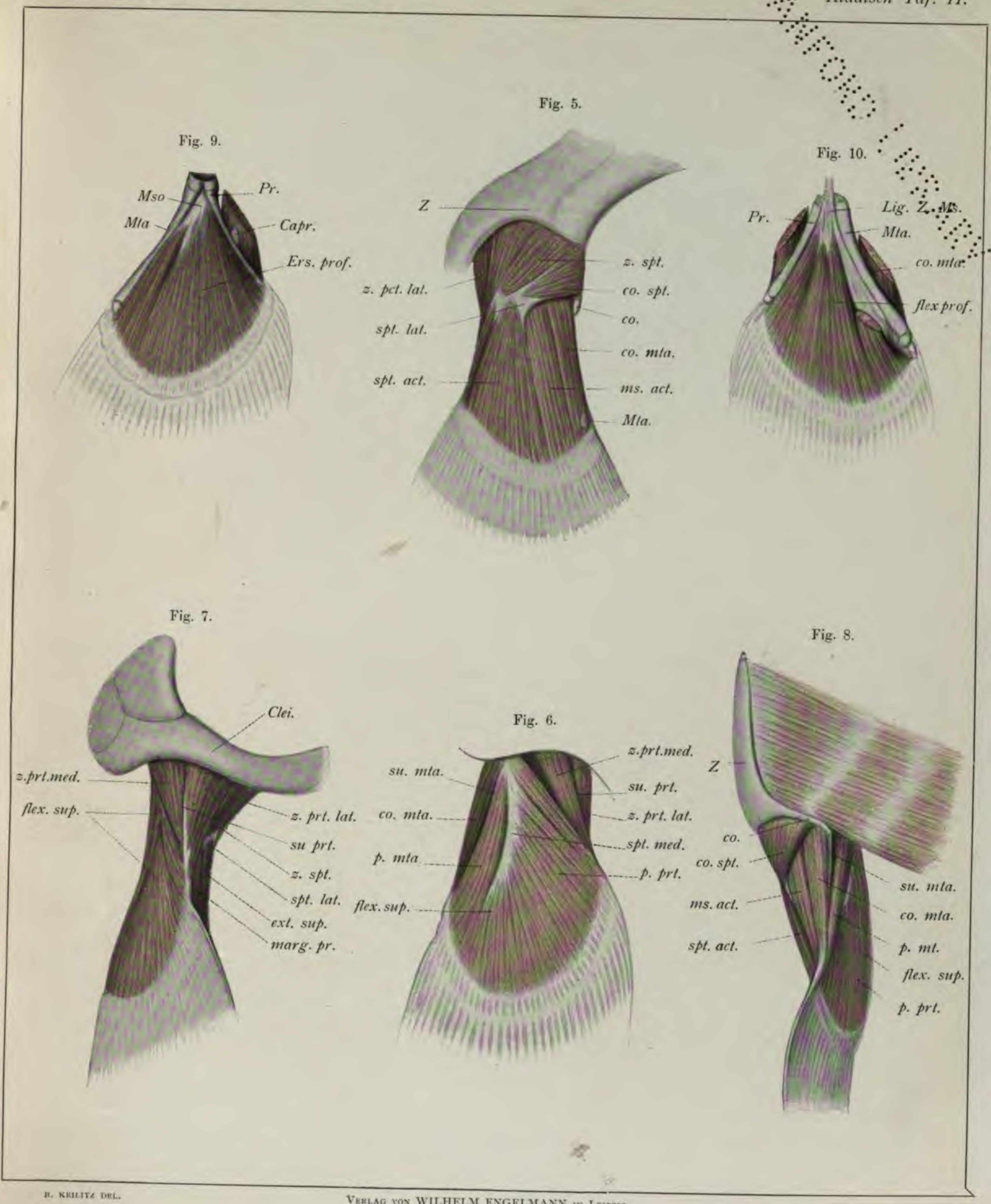
Von Nerven ist gerade der mediale Ast des N. propterygialis getroffen bei seinem Uebertritt zur medialen Fläche, wo er dem Stamm des Mesopterygialis begegnet. Beide lagern sich aneinander, eine Art Plexus bildend, von dem aus distale Aeste zum Flexor ziehen.

Ein kleines Stück des Metapterygialis ist sichtbar. Von Gefässen sieht man den Uebertritt der Art. pterygialis über den proximalen Theil des Metapterygium seitlich zur medialen Fläche; ferner einige kleinere Gefässe weiter distal im Flexor profundus. Vergr. 40 : 1.

Inhalts-Uebersicht.

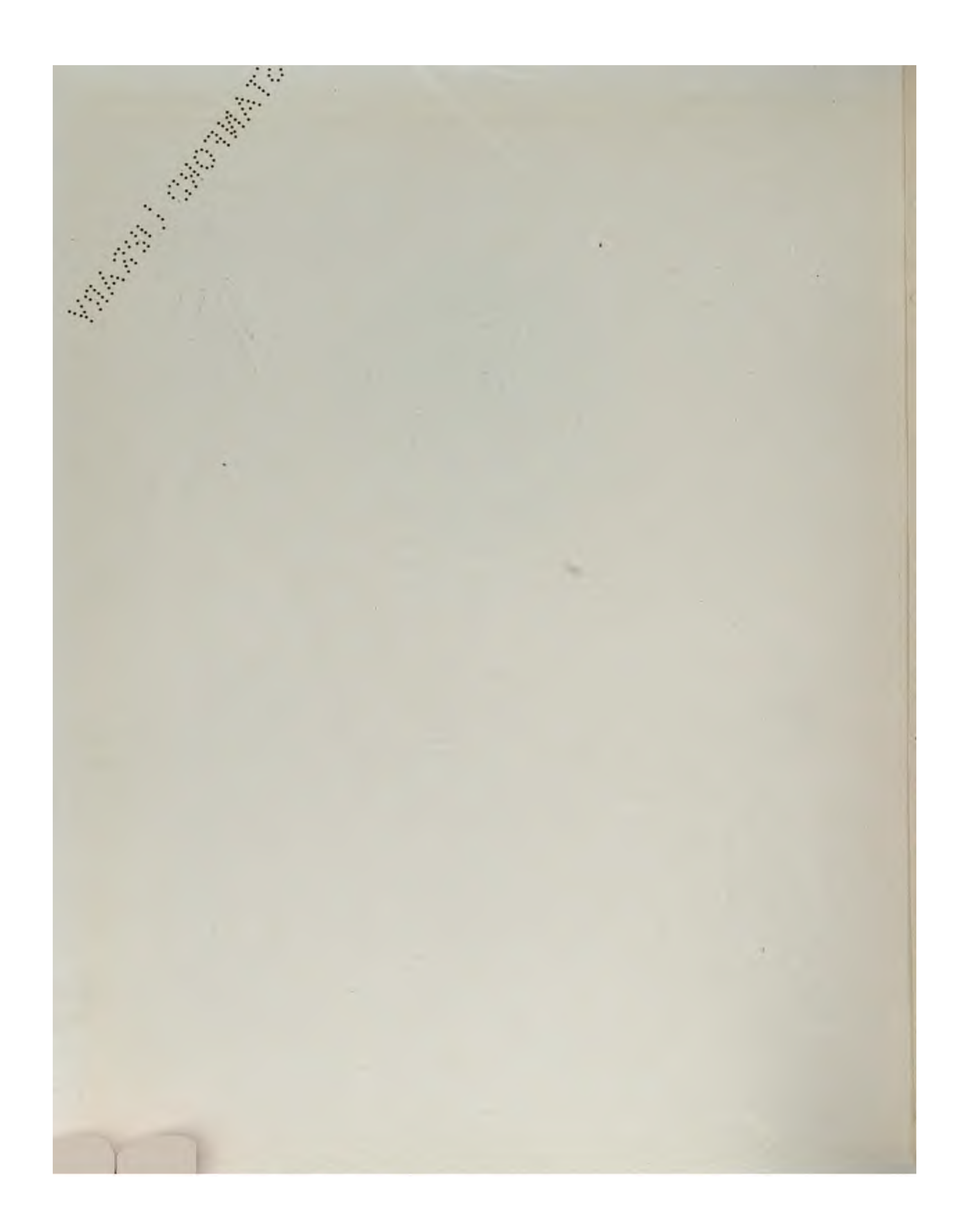

Fig. 2
Pr
Mso
Mta
Os Mso
ForMso
x
Epm pr
Epm mt
Act
Epm mt
Ax
Fig. 1
Sty
Pr
Mta
Mso
Os Mso
ForMso
x
Epm pr
Act
Epa
Ax
Fig. 3
Mso
Pr
Kn
Fig. 4
Sty
Mta
Pr
Kn
Mso

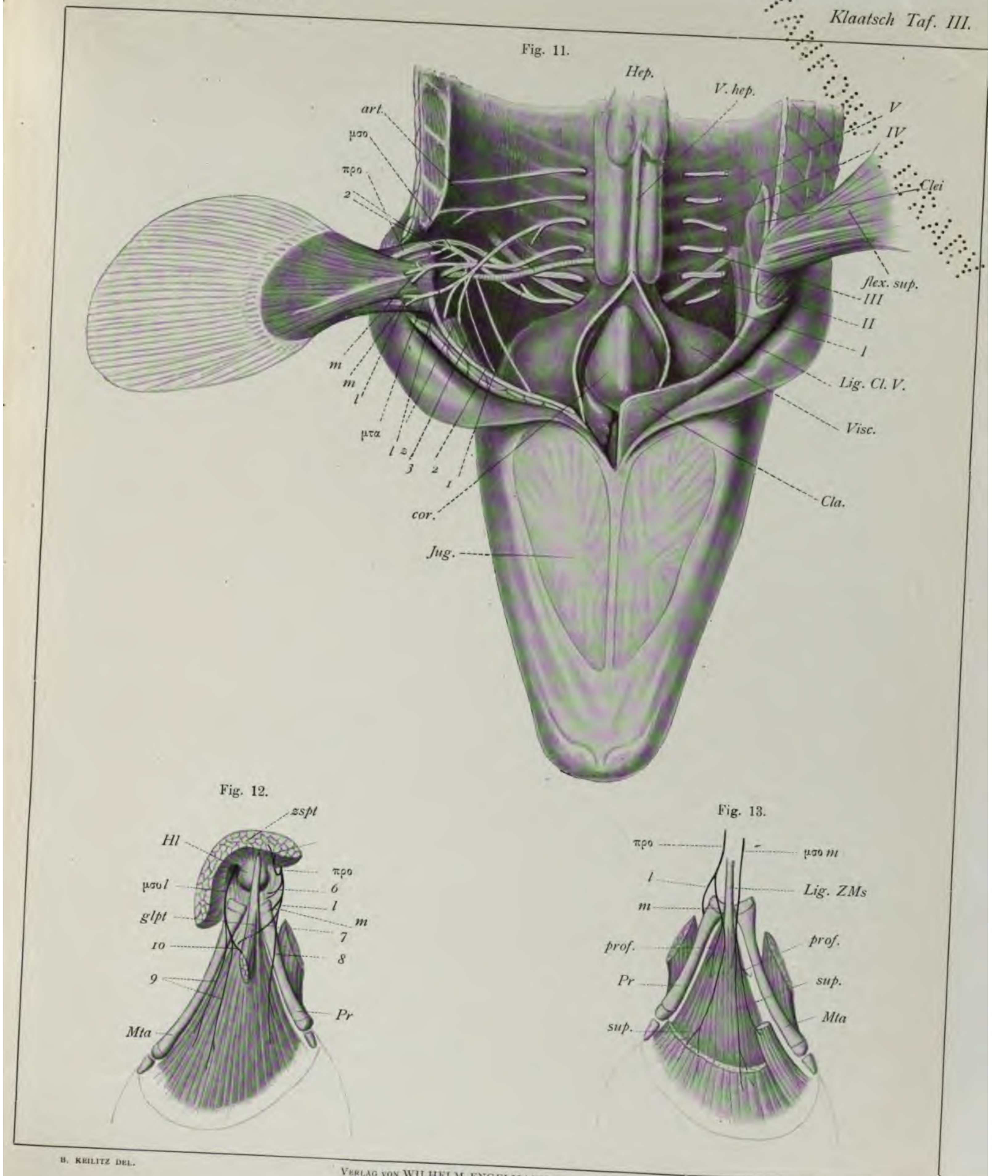




R. Keilitz del.

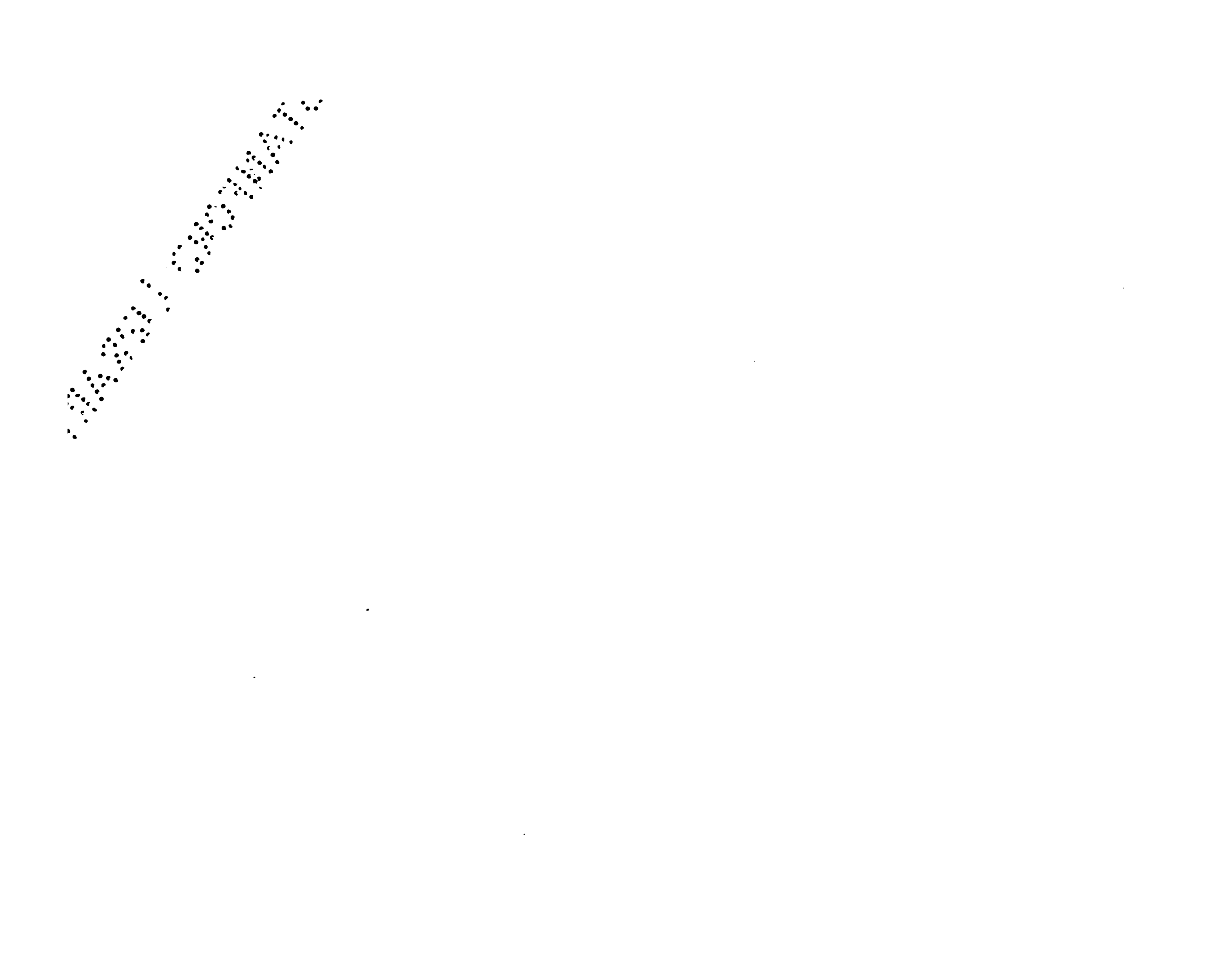
Verlag von WILHELM ENGELMANN in Leipzig.

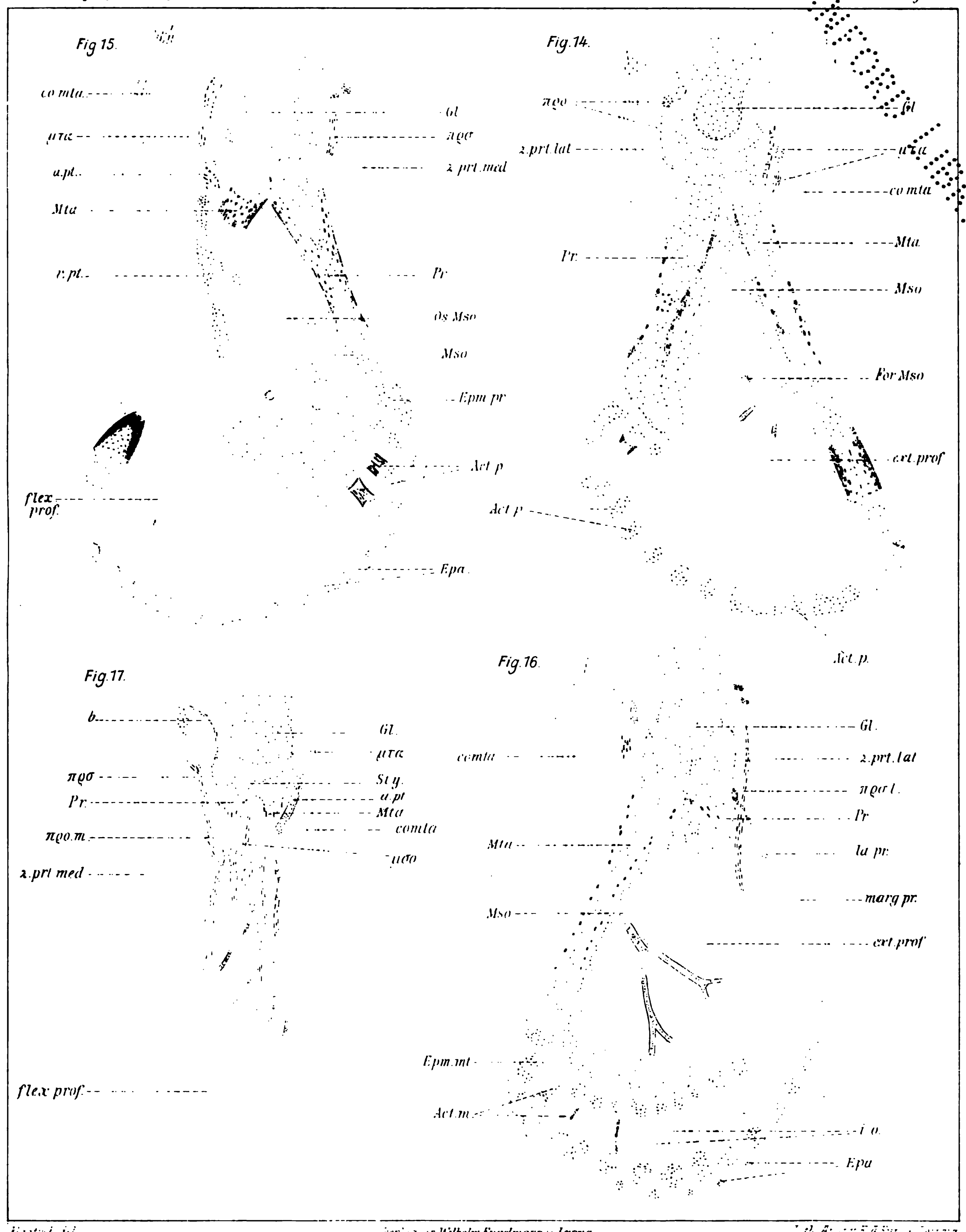




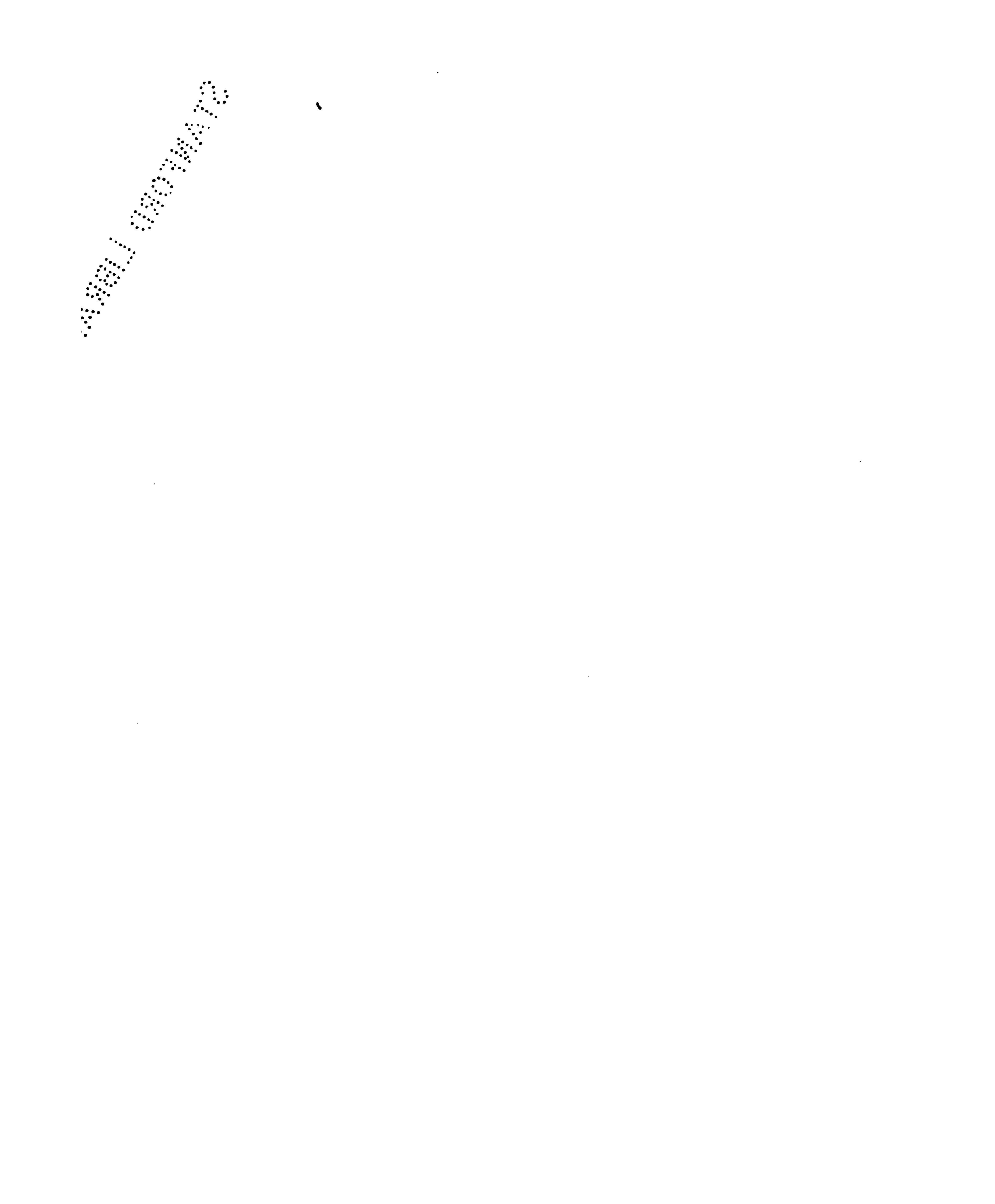
B. Keilitz del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.





Klaatsch del. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig



DIE
MORPHOLOGIE DER AMPHIBIENRIPPEN

VON

DR. E. GÖPPERT
PRIVATDOCENT UND ASSISTENT AM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU HEIDELBERG.

MIT TAFEL I—II UND 10 FIGUREN IM TEXT.

EINLEITUNG.

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, das Verhältniss der Amphibienrippen zu denen der Fische eingehender zu erörtern als es bisher geschehen ist*).

Eine Reihe von Untersuchungen, in erster Linie diejenigen GOETTE's (Litteraturverzeichniss 17), haben erwiesen, dass man bei Fischen zwei Arten von Rippen zu unterscheiden hat: obere und untere, welch' letztere auch als Pleuralbögen bezeichnet worden sind. Beide Rippenformen gehören zum unteren Bogensystem der Wirbelsäule und sind, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, als abgegliederte Fortsätze oder Verlängerungen der primitiven Basalstümpfe (Basalfortsätze) aufzufassen.

Ihre Anordnung ist bestimmt durch diejenige der Seitenmuskulatur, in deren Dienst sie stehen. Sie liegen in den transversalen Myosepten, und zwar die unteren Rippen in deren medialen Rändern, die oberen an ihren Kreuzungen mit dem Horizontalseptum jeder Seite. Bei dem ventralen Zusammenschluss der Muskulatur beider Körperhälften am Anfang des Schwanzes vereinigen sich die unteren Rippen sammt ihren Basalstümpfen zur Bildung der Hämalbögen**). Die oberen Rippen dagegen betheiligen sich nirgends an deren Aufbau. Im Rumpfende rudimentär werdend, finden sie sich vielfach im vordersten Abschnitt der Schwanzwirbelsäule noch als seitliche Anhänge der Hämalbogenbasen vor. Ihre Ursprungsstelle kann hier durch einen seitlichen Fortsatz des Bogens ausgezeichnet sein.

Voraussichtlich fand im Laufe der Phylogenese zuerst die Ausbildung der unteren Rippen statt. Die Dipnoer und die meisten Ganoiden erhielten sich auf jener ursprünglichen Stufe. Erst später kamen die oberen Rippen hinzu, sodass damit jedes Rumpfsegment zwei Rippenpaare enthielt. Die Crossopterygier sowie

*) Die Arbeit schliesst sich unmittelbar an eine Untersuchung der Fischrippen an, die im XXIII. Band des Morphol. Jahrbuchs erschienen ist (Litteraturübersicht 14). Ein Theil ihrer Resultate ist bereits in einer vorläufigen Mittheilung veröffentlicht (13).

**) Nur die Teleostier machen hiervon eine Ausnahme, indem ihre caudalen unteren Bögen unter Ausschluss der unteren Rippen von den Basalstümpfen allein gebildet werden (vergl. 14).

einige Teleostier (Salmoniden, Clupeiden*) bieten Beispiele für dieses Verhalten. Weiterhin trat aber bei manchen Formen, in Zusammenhang mit Umgestaltungen der Muskulatur, eine Rückbildung der unteren Rippen ein. Calamoichthys calabaricus repräsentirt den Beginn dieses Vorgangs. Bei den Selachiern ist er vollendet. Wir treffen dann nur noch obere Rippen an (vergl. 14).

Die Rippen der Amphibien werden nun wohl von der Mehrzahl der Forscher als Homologa der oberen Rippen der Fische aufgefasst. Wie diese finden sie sich ja dem Horizontalseptum angeschlossen und zeigen keinen direkten Antheil am Aufbau der unteren Bögen des Schwanzes. Das Verhalten der Amphibien würde sich also hierin an Zustände angliedern lassen, die bei den Selachiern repräsentirt sind**). Zwischen der oberen Fischrippe und der Amphibienrippe zeigen sich aber erhebliche Unterschiede, die einer Erklärung bedürfen, bevor die Homologie gesichert erscheinen kann.

Einen Differenzpunkt bildet zunächst die Befestigungsweise der Amphibienrippen an der Wirbelsäule. Dass hier der primordiale Zustand des Skelets an erster Stelle in Betracht gezogen werden muss, ist selbstverständlich. Für die Urodelen und Anuren wissen wir nun bisher, dass die Rippen durch knorpelige Querfortsätze den oberen Bögen angeschlossen sind (Goette [17]), während sie doch bei den Fischen sich unteren Bogenbildungen angliedern.

Scheinbar verwandte Verhältnisse treffen sich aber auch bei manchen Fischen, so z. B. bei dem Cyprinoiden Rhodeus amarus. Auch hier tragen die Neuralbögen querfortsatzartige Stücke, denen die (unteren) Rippen angeheftet sind. Diese Querfortsätze rücken jedoch in den hinteren Theilen des Rumpfes von den oberen Bögen auf die Wirbelkörper herab und werden endlich zu den Hämalbögen der Schwanzwirbelsäule. Die Querfortsätze der oberen Bögen im Vorderrumpf sind also dorsal verlagerte Basalstümpfe.

Die knorpeligen Querfortsatzbildungen der Urodelen gehen dagegen, soweit bekannt, am Schwanz nicht in die Hämalbögen über (Claus [4]). Sie finden sich hier vielmehr gleichzeitig mit diesen vor und entspringen dabei an derselben Stelle der Neuralbögen wie in den vorderen Theilen des Körpers (Fig. VI). Die knorpeligen Querfortsätze der Urodelen sind also nicht einfach als dorsal verschobene Basalstümpfe anzusehen.

Ferner wissen wir durch Knickmeyer (22), dass ontogenetisch die Querfortsätze der Urodelen zwar in Anlehnung an die Neuralbögen, aber doch unabhängig von

*) Es ist selbstverständlich, dass bei den Teleostiern die oberen Rippen nicht mit den Seitengräten verwechselt werden dürfen, die zuweilen, wie z. B. bei Sygnathus, bei den Cottiden u. a. sehr stark entwickelt sind. Die ersteren gehören dem primordialen Skelet an und sind dargestellt durch die sog. Cartilagines intermusculares Bruch's (3 u. 14). Die Seitengräten dagegen sind einfache Sehnenverknöcherungen ohne knorpelige Grundlage. Beide Theile kommen bei den Clupeiden gleichzeitig in einem Segment vor.

**) Von einer direkten Ableitung der Amphibien von den Selachiern kann natürlich keine Rede sein. Ausser anderem zeigt das schon ein Blick auf die typische Verschiedenheit im Aufbau der Wirbelkörper beider Gruppen.

ihnen entstehen. Sie sind also auch nicht als einfache Auswüchse der oberen Bögen aufzufassen. Ihrer Genese nachzuforschen, muss demnach einen wesentlichen Theil unserer Aufgabe bilden.

Bei der Prüfung dieser Frage wird sich voraussichtlich auch entscheiden lassen, ob die Querfortsätze der Anuren denen der Urodelen homolog sind oder anders beurtheilt werden müssen. Bei den Gymnophionen endlich ist das primordiale Verhalten der Rippenbefestigung noch nicht festgestellt und wird uns also im Folgenden beschäftigen.

Eine zweite Reihe von Fragen schliesst sich an die Zweiköpfigkeit der Rippen an. Bei den Urodelen, Gymnophionen und auch fast durchweg bei den Stegocephalen (12) entsendet bekanntlich die Rippe in der Nähe ihres proximalen Endes eine dorsale Spange, die sich selbstständig mit einem Theil der Wirbelsäule verbindet.

Die nächstliegende und wohl auch verbreitetste Auffassung sieht in der dorsalen Spange einfach ein verlängertes Tuberkulum der Rippe, eine Apophysenbildung, die eine festere Anheftung der Rippe an die Wirbelsäule ermöglicht.

Eine grössere Bedeutung misst ihr nun aber GOETTE (17) bei. Er sah nämlich in einigen Fällen bei jungen Salamandern und Tritonen, dass sie sich zwar an den Hauptheil der Rippe anlegt, aber dabei ihre Selbstständigkeit nicht ganz einbüsst, sondern distal mit einem freien Ende ausläuft. Auf Grund dieser Beobachtungen fasst er die Amphibienrippe als eine Doppelbildung auf. Eine Bestätigung dieser Ansicht könnte man in den Ergebnissen der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung KNICKMEYER's (22) finden. Nach diesem Autor erfolgt nämlich das erste Auftreten hyaliner Grundsubstanz in der Anlage der oberen Spange getrennt von dem Knorpelgewebe der eigentlichen Rippe.

Die Beobachtungen beider eben genannten Untersucher sind nun unzweifelhaft richtig. Sie gelten aber, wie mich auch meine eigenen Erfahrungen lehren, nur für einzelne, nicht für alle Rippen. Ob daher Zusammenhang oder Trennung der oberen und unteren Spange das Ursprüngliche vorstellt, ist durch eine erneute Prüfung zu entscheiden. Auch die Zweiköpfigkeit der Amphibienrippe wird uns beschäftigen müssen.

Wenn wir nun versuchen, den eben kurz gekennzeichneten Hauptfragen nachzugehen, so wird sich die Untersuchung nicht auf die Skelettheile selbst beschränken dürfen, sondern wird auch die Weichtheile der Nachbarschaft zu berücksichtigen haben. Die erste Stelle nimmt unter diesen naturgemäss die Muskulatur ein, denn sie ist als der bestimmende Faktor für das spezielle Verhalten der Rippen anzusehen. Ferner wird nicht allein der fertige Zustand der Theile, sondern auch ihre Ontogenese herangezogen werden müssen. Das Verhalten der letzteren zur Entwickelungsgeschichte der Selachierrippe verlangt dabei eine besondere Prüfung.

I. Urodelen.

1.

Wir beginnen mit der Untersuchung der Rippenbefestigung bei den Urodelen und wollen uns zunächst den Bau des knöchernen Wirbels vergegenwärtigen. Alle für uns wesentlichen Thatsachen sind bereits zur Genüge bekannt. Abgesehen von anderen Forschern finden wir besonders in einer Untersuchung von Mivart (23) über das Axenskelet der geschwänzten Amphibien eine klare, mit guten Abbildungen versehene Beschreibung der einschlägigen Verhältnisse.

Als Beispiel wählen wir einen der opisthocoelen vorderen Rumpfwirbel einer ausgewachsenen Salamandra maculosa. Beim ersten Blick fallen die stark entwickelten flügelartigen Querfortsätze in die Augen, die an der Seite des Wirbels, schräg nach hinten und aussen gerichtet, hervorragen. Sie stellen ziemlich breite, auch dorso-ventral entfaltete Knochenlamellen vor. An ihrer vorderen wie hinteren Fläche zeigt sich, dicht an der Basis beginnend, eine lateralwärts verlaufende Furche, die einen starken ventralen und schwächeren dorsalen Balken als Theile des Querfortsatzes unterscheiden lässt. Beide Balken verbindet eine, den Grund jener Furchen bildende dünne Knochenschicht. Die lateralen Enden beider Knochenbalken sind hohl. Sie sind hier mit Knorpelgewebe ausgefüllt, das ihre Verbindung mit dem entsprechend gebauten proximalen Ende der Rippe und deren dorsaler Spange vermittelt. Der Haupttheil der Rippe schliesst sich an den ventralen, die dorsale Spange an den dorsalen Balken an.

Betrachten wir jetzt die Querfortsatzbasis genauer, so finden wir sie in ihrem ventralen Theil von einem Kanal durchbrochen, der für den Durchlass der longitudinal verlaufenden Arteria vertebralis collateralis und der entsprechenden Venen bestimmt ist. Das Bestehen dieses Kanals lässt eine ventrale und eine dorsale Querfortsatzwurzel unterscheiden. Die erstere entspringt vom Wirbelkörper und stellt eine schmale und dünne Knochenspange vor. Die dorsale geht vom Neuralbogen aus, der bekanntlich bei den Urodelen in cranio-caudaler Richtung stark in die Länge entfaltet ist. Von den beiden oben unterschiedenen Balken des Querfortsatzes gehört der dorsale ganz zur dorsalen Wurzel, am ventralen dagegen haben beide Wurzeln Antheil.

Gegen den Schwanz zu vereinfacht und verkleinert sich der Querfortsatz. Am Schwanz selbst interessirt uns der Umstand, dass die ventrale Querfortsatzwurzel nicht mit den Hämalbögen in Zusammenhang steht. Zu betonen ist endlich, dass, soweit bekannt, nur die dorsale Wurzel des Querfortsatzes zu der knorpeligen Anlage dieses Gebildes gehört, während die ventrale gleich als eine dünne Knochenspange in Erscheinung tritt (Goette [17]).

Einige Abweichungen von dem soeben geschilderten Verhalten der Querfortsätze bei Salamandra bietet Menobranchus lateralis. Auffallend ist zunächst die grosse Länge der Querfortsätze. Dann tritt der dorsale Theil des Querfortsatzes nicht so deutlich als ein Balken hervor, wie bei Salamandra und entbehrt auch hier der distalen Höhlung, da die dorsale Rippenspange den direkten Anschluss an den Querfortsatz nicht erreicht. Ferner ist die starke Entwickelung der ventralen Querfortsatzwurzel bemerkenswerth, die hier eine breite Platte bildend fast in der ganzen Länge des Wirbelkörpers entspringt. Auch hier stellt sie die ventrale Begrenzung des Kanals für die Vasa vertebralia vor. Von Bedeutung ist nun aber, dass diese ventrale Wurzel an den vorderen Schwanzwirbeln mit der Basis der unteren Bögen verschmilzt (STANNIUS [30], MIVART [23]). Hiermit zeigt sich jetzt die Möglichkeit, dass die ventrale Querfortsatzwurzel in genetischer Beziehung zum unteren Bogensystem steht, dass also die Befestigung der Rippen doch an Theilen erfolgt, die wenigstens theilweise dem unteren Bogensystem zugehören. Die Entscheidung kann nur die Untersuchung von Larven von Menobranchus bringen, der wir uns jetzt zuwenden. Das hierzu nothwendige Material verdanke ich der Güte des Herrn Professor Dr. H. VIRCHOW.

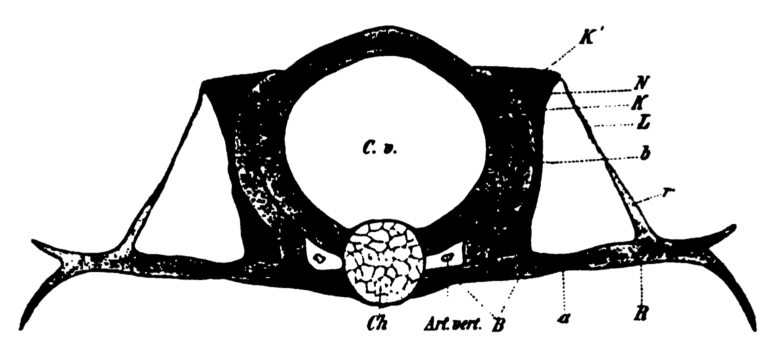


Fig. I.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. 3. Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *L* Ligament zwischen der dorsalen Rippenspange (*r*) und der knöchernen Verbreiterung (*K'*) des Rippenträgers. Sonstige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

Als ein besonders günstiges Stadium erwies sich für uns eine Menobranchus-Larve von 43 mm Länge. Die Ausbildung des knorpeligen Skelets hatte hier ihren Höhepunkt erreicht. Es war durch die Entwickelung des Knochengewebes noch nicht in erheblicher Weise angegriffen.

Wir untersuchen zunächst einen vorderen Rumpfwirbel, wie ihn uns Fig. I und Fig. 10, Taf. II vor Augen führt. Annähernd in der Mitte des ausgesprochen sanduhrförmigen Wirbels erhebt sich der knorpelige obere Bogen (*N*). Auffallend erscheint seine Schmalheit (Fig. 10). Die langgestreckte Tunnelform des fertigen Neuralbogens kommt also erst durch Knochenansatz an den cranialen und den caudalen Rand der knorpeligen Anlage zu Stande. Von den dorsalen Theilen des Neuralbogens ziehen die beiden langen knorpeligen Processus articulares anteriores (*Prc art. a*) cranialwärts. In entgegengesetzter Richtung ragt ein langer Fortsatz

hervor, der in einen unpaaren Processus spinosus (*Prc. spin.*) und zwei seitlich von jenem gelegene Processus articulares posteriores (*Prc. art. p.*) ausläuft.

Ventral von der Neuralbogenbasis geht von dem Wirbelkörper ein Knorpelstab aus, der lateral- und etwas caudalwärts gerichtet ist (*B*). Er ruht ebenso wie der Neuralbogen der Elastica chordae auf. Sein distales Ende erreicht das zugehörige transversale Myoseptum am medialen Rand des Horizontalseptums und liegt im Niveau der ventralen Hälfte der Chorda dorsalis. Ihm fügt sich die Rippe an (*R*). Beide Theile hängen kontinuirlich zusammen. Nur ist an ihrer Grenze die Intercellularsubstanz des Hyalinknorpels schwächer entwickelt und die Elemente selbst sind etwas kleiner als lateral und medial von dieser Stelle. Ganz entsprechende Verhältnisse zeigt die Basalstumpf-Rippenverbindung bei älteren Embryonen von Selachiern (14, Taf. XVI. Figg. 14 und 16). Etwa in der Mitte seiner Länge sendet der beschriebene Knorpelstab einen Fortsatz dorsalwärts (*b*), der nach kurzem freien Verlauf die Aussenfläche des lateralwärts ausbiegenden Neuralbogens (*N*) erreicht, sich ihm anlagert und an seiner Aussenfläche bis etwa zum Ende des dritten Viertels seiner Höhe emporzieht. Dieser dorsale Theil verläuft dabei etwas schräg caudalwärts und erreicht mit seinem oberen Ende den hinteren Rand des Neuralbogens. Seine Lage entspricht genau dem medialen Rand des zugehörigen Transversalseptums. Er erfährt eine nicht unbeträchtliche Verbreiterung durch eine gegen das transversale Myoseptum vorragende Knochenlamelle (*K'*), die ventral auf dem distalen Theile des vorher beschriebenen Knorpelstabs ruht und mit ihrem dorsalen Theile deutlich lateralwärts vorspringt.

Der ganze eben geschilderte Rippenträger entspricht dem Querfortsatze des fertigen Thieres. Der Raum zwischen ihm, der Neuralbogenbasis und dem Wirbelkörper birgt die Arteria vertebralis collateralis (Fig. I *Art. vert.*) sammt zugehörigen Venen. Die ventrale Abgrenzung dieses kurzen Kanals, vom Rippenträger gebildet, entspricht der ventralen Querfortsatzwurzel, die wir am fertigen Wirbel kennen lernten. Wir sehen also, dass diese hier eine knorpelige Anlage besitzt. Zugleich wird es wahrscheinlich, dass der ganze als Knorpelstab bezeichnete Abschnitt (*B*) des Rippenträgers, vom Wirbelkörper bis zum Anfange der Rippe reichend, dem Basalstumpf der Selachier entspricht.

Gehen wir nun allmählich caudalwärts (Fig. 2, Taf. I), so sehen wir, dass der basale Abschnitt des fraglichen Knorpelstabs zu den Hämalbögen des Schwanzes auswächst (*H*). Sein distaler Theil erscheint dann hier als ein lateraler Vorsprung (*B''*) der Basis des unteren Bogens, der gegen das Horizontalseptum vorragt. Die knorpelige Verbindung mit der Aussenseite des Neuralbogens ist gleichzeitig verloren gegangen (vergl. 13 Fig. 4).

Durch dieses Verhalten zeigt der Knorpelstab des Rippenträgers von Menobranchus (Fig. I. *B*) eine im Wesentlichen völlige Uebereinstimmung mit dem Basalstumpf der Selachier*). Er ist ihm

*) Augenscheinlich sind die Hämalbögen der Amphibien ebenso wie die der Selachier homolog denen der Ganoiden und Dipnoër, d. h. sie enthalten eine den unteren Rippen (Pleuralbögen) entsprechende Komponente.

homolog und soll in Zukunft auch als Basalstumpf bezeichnet werden. Die Rippen von Menobranchus stehen also mit Theilen des unteren Bogensystems genau ebenso in Verbindung, wie die oberen Rippen der Fische.

Der Basalstumpf ist aber nur ein Theil des Rippenträgers. Die Komplikation des letzteren erfordert eine Erklärung und zwingt uns zu einer eingehenden Untersuchung.

Von besonderem Interesse ist zunächst das Verhalten des Rippenträgers zum Neuralbogen. Sein dorsaler Theil (*b*) liegt letzterem zwar unmittelbar an; an mehreren Wirbeln trennte aber der Knochenüberzug des oberen Bogens das Knorpelgewebe beider Theile völlig von einander (Fig. II). An anderen Wirbeln wies diese knöcherne Scheidewand ein oder mehrere, meist kleine Löcher auf, die einen Zusammenhang des Rippenträger- und Neuralbogenknorpels gestatteten (Fig. I). Auch an diesen Stellen waren aber gelegentlich die Elemente beider Theile derart angeordnet, dass eine Lamelle von Knorpelgrundsubstanz das Fenster der Knochenscheide einnahm und dadurch eine Grenze bildete. Das ganze Verhalten zeigt jedenfalls, dass die dorsale Rippenträgerspange keinen integrirenden Bestandtheil des oberen Bogens bildet. Sie erscheint vielmehr als eine jenem ursprünglich fremde, ihm erst sekundär angeschlossene Bildung.

Andererseits hängt in der grossen Mehrzahl der Fälle der dorsale Theil des Rippenträgers mit dem Basalstumpf kontinuirlich zusammen. Der Rippenträger bildet also ein einheitliches und selbstständiges Skeletstück. Nur an einzelnen Wirbeln der hinteren Rumpfregion fanden sich Ausnahmen. Der bereits vom Knochengewebe umschlossene dorsale Theil des Rippenträgers zeigte sich dicht an seinem ventralen Ende eingeschnürt. Hier war auch die Knorpelgrundsubstanz verändert. Sie färbte sich mit Carmin dunkler, als in den übrigen knorpeligen Theilen, und glich darin mehr der Intercellularsubstanz des Knochengewebes. Es liegt nahe, den Grund hierfür in einer Verkalkung der Grundsubstanz zu suchen. In anderen Fällen fand sich an der entsprechenden Stelle kein Knorpel, sondern Knochengewebe, das den Zusammenhalt des Basalstumpfantheils mit dem dorsalen Theil des Rippenträgers vermittelte. Augenscheinlich ist diese Durchtrennung der Einheit des Rippenträgers auf eine Zerstörung des Knorpels durch Knochengewebe zurückzuführen. Die Unterbrechung der Kontinuität ist als sekundär zu betrachten. Ein ganz analoges Verhalten zeigte sich übrigens auch an zwei Wirbeln im Bereich des dorsalen, dem Neuralbogen angeschlossenen Rippenträgertheils.

Das oben geschilderte allgemeine Verhalten der vorderen Rippenträger ändert sich ein wenig in den hintersten Rumpfabschnitten: Der Basalstumpf entfernt sich etwas von der Basis des Neuralbogens und rückt mehr auf die ventrale Seite des Wirbelkörpers. Ferner verkürzt sich der dorsale Theil des Rippenträgers (b). Am letzten Rumpfwirbel erreicht er zwar noch die Aussenseite des Neuralbogens, er zieht aber nur ein ganz unbedeutendes Stück an ihm empor.

Im Gegensatz zu diesen schwächer entwickelten Rippenträgern zeigt sich der ganze Apparat auffallend stark ausgebildet am Sakralwirbel (Fig. II). Dies steht natürlich in Zusammenhang mit der mächtigen Entwickelung der Sakralrippe (*R*) und der dieser zufallenden Leistung als Stütze des Beckengürtels (*Jl*). Der sehr massiv gebaute Rippenträger erstreckt sich aber doch nicht soweit am Neuralbogen herauf, wie es an den vorderen Rumpfwirbeln der Fall war. Die Basis seines Basalstumpfantheils (*B*) ist auch durch einen ziemlich grossen Abstand von der Neuralbogenbasis getrennt. Von dem oberen Bogen (*N*) war sein dorsaler Theil (*b*) durch Knochengewebe völlig getrennt. Er selbst war aber vollständig einheitlich. Besonders bemerkenswerth ist eine Eigenthümlichkeit, die ihn von den übrigen Rippenträgern

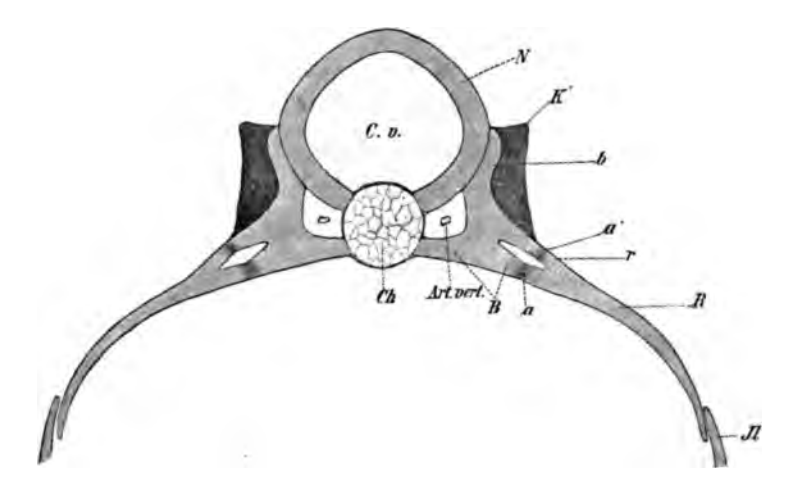


Fig. II.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. Sakralwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *Jl* Becken, dem Ende der Sakralrippe angefügt. Sonstige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

unterscheidet. Dicht über dem lateralwärts vorragenden Basalstumpfende (*B*) springt nämlich von dem frei auf den Neuralbogen zustrebenden Theil des Trägers (*b*) ein Höcker nach aussen vor, etwa in der Höhe der Arteria vertebralis (*Art. vert.*). Er dient der Befestigung der kurzen oberen Spange (*r*) der Sakralrippe.

Am Schwanz tritt an den beiden ersten Wirbeln wieder eine wesentliche Vereinfachung des Rippenträgers ein. Es sind dies übrigens die letzten Wirbel, die Rippen aufweisen, und zwar in Gestalt von kurzen Rudimenten. Hämalbögen fehlen hier noch. Der dorsale Theil des Rippenträgers ist auf ein einfaches Knorpelstück reduzirt, das sich zwischen Aussenseite des Neuralbogens und Basalstumpfmitte einschiebt. In beiden ersten Schwanzwirbeln war es einseitig ganz vom oberen Bogen durch dessen Knochenschale getrennt, während auf der anderen Seite in beiden Fällen eine kleine Lücke beide Theile in Zusammenhang brachte. Ferner bildete an beiden Wirbeln der Rippenträger linkerseits ein einheitliches Knorpelstück. Rechts trennte Knochengewebe seinen dorsalen Theil in ein kleineres ventrales Stück, das mit dem Basalstumpf zusammenhing, und ein grösseres dorsales Stück, das sich an den Neural-

bogen anlegte. Für dieses Verhalten gelten wohl auch die oben gemachten Bemerkungen, die eine Zerlegung des Rippenträgers, wie sie hier vorliegt, als die Folge einer Zerstörung des Knorpels durch Knochengewebe beurtheilten. Endlich sei noch erwähnt, dass die Basalstumpfbasis eines Wirbels auf einer Seite durch einen Ast der Aorta caudalis durchbohrt wurde, der zur Arteria vertebralis zog.

Am dritten und den folgenden Schwanzwirbeln finden sich geschlossene Hämalbögen vor (Fig. III). Dass diese eine Bildung der Basalstümpfe sind, ist oben bereits ausgeführt worden. Ebenso ist schon mitgetheilt, dass den lateralen Theilen der Basalstümpfe der vorderen Wirbel seitliche Vorsprünge an der Hämalbogenbasis entsprechen, die gegen das Horizontalseptum vorragen (Fig. 2 Taf. I B''). Von dem dorsalen Theil der vorderen Rippenträger fand sich am dritten Schwanzwirbel auf der einen Seite gar nichts mehr vor. Seine Stelle war eingenommen von einem Knochenstab (Fig. 2 L), der von der Knochenrinde des oberen Bogens zu der des Basalstumpfs zog und den Eindruck eines verknöcherten Ligaments machte. Auf der anderen Seite sass an der Stelle, die am vorhergehenden Wirbel das obere Ende des dorsalen Rippenträgertheils einnahm, ein kleines Knorpelstück dem Knochenbelag des Neuralbogens auf. Vom Knorpel des letzteren war es völlig getrennt. Eine dicke Knochenschicht umhüllte es und liess einen Bindegewebszug entspringen, der die ganze Bildung mit dem Hämalbogen verband (Fig. 2).

Es ist nun wohl nicht anzunehmen, dass hier in einem früheren ontogenetischen Stadium eine vollständige knorpelige Verbindung zwischen Neural- und Hämalbogen resp. Basalstumpf vorhanden war, die der Rückbildung anheimfiel. Wohl aber scheint mir der letztbeschriebene Befund dafür zu sprechen, dass in früheren phylogenetischen Stadien an diesem Wirbel ein vollständiger Rippenträger bestand, der im Laufe der Stammesentwickelung seinen dorsalen Theil eingebüsst hat. Diese Vorstellung würde das Vorkommen des oben beschriebenen isolirten Knorpelstücks als eines Rudiments des dorsalen Rippenträgertheils verständlich machen. Es fragt sich aber, ob zur Zeit eines derartigen Zustandes der betreffende Wirbel wie jetzt den dritten Schwanzwirbel vorstellte, oder ob er nicht vielmehr noch im Bereich des Rumpfes lag, um erst unter Verkürzung des Rumpfes und Verlagerung des Beckens nach vorn zum Schwanzwirbel zu werden. Der damit eintretende Zusammenschluss beider Basalstümpfe im Hämalbogen würde die Rückbildung ihrer dorsalen Befestigung am Neuralbogen erklären.

Mit diesem Gedankengang befinden wir uns aber auf ausserordentlich schwankendem Boden. Wir wissen sicher, dass bei den Amphibien Veränderungen in der Längenausdehnung des Rumpfes unter Beckenverlagerung stattgefunden haben. Wir wissen ferner, dass bei bestimmten Formen eine Rumpfverkürzung eingetreten ist (Anuren), während bei anderen mit ausserordentlich hoher Rumpfwirbelzahl und schlangenförmigem Körperbau (Amphiuma, Siren) eine Verlängerung des Rumpfes sich erkennen lässt (CLAUS [4]). Auch für die nach ihrer Rumpfwirbelzahl in der Mitte stehenden Formen wissen wir durch DAVIDOFF's Untersuchung (5), dass bei ihnen eine Veränderung der Rumpflänge unter Verschiebung des Beckens vor sich geht. Es

fehlen aber vor der Hand die Kriterien, die die Richtung dieser Verlagerung erkennen lassen. Mir scheint nun der Befund am dritten Schwanzwirbel der Menobranchuslarve dafür zu sprechen, dass hier wenigstens ein Uebertritt früherer Rumpfwirbel auf den Schwanz, also eine Rumpfverkürzung und eine Vorschiebung des Beckens, stattgefunden hat.

Hinter dem dritten Schwanzwirbel fehlte jede Spur des dorsalen Rippenträgertheils. An jener Stelle fand sich nur ein schwacher Bindegewebszug vor. Endlich zeigte hier an einzelnen Wirbeln der Hämalbogenknorpel eine Trennung in zwei Theile, die beide vom Wirbelkörper ausgingen, aber durch einen schmalen von Knochen eingenommenen Raum von einander gesondert waren (Fig. III); der eine Theil bildete den seitlichen Vorsprung (*B''*), der andere den eigentlichen Hämalbogen (*H*). Diese Trennung, die für das Verständniss der Zustände bei den Salamandrinen werthvoll ist, wird jedenfalls als eine sekundäre zu betrachten sein.

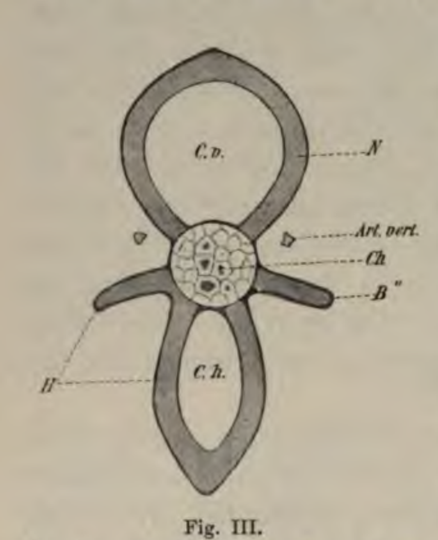


Fig. III.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. Wirbel der vorderen Schwanzhälfte. Flächenprojektion 60 : 1. *B''* seitlicher Fortsatz des Hämalbogens (*H*), von dem Haupttheil des letzteren rechts durch Knochengewebe getrennt. Sonstige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

Wenn wir oben den ventralen Theil des Rippenträgers als Basalstumpf bezeichneten (*B*), so kennzeichneten wir hierdurch den ganzen dorsalen Theil (*b*) des Skeletstückes als eine Neuerwerbung der Amphibien, denn bei Fischen findet sich nirgends eine entsprechende Anhangsbildung. Den Beweis hierfür ergiebt die Untersuchung einer jüngeren Menobranchuslarve von 23 mm Länge. Während die vorderen Rumpfwirbel derselben Zustände zeigten, die von denen der älteren Larve nicht wesentlich abwichen, finden sich weiter hinten jüngere Entwickelungsstadien vor (Fig. 1, Taf. I, und 13, Figur 3). Die Neuralbögen (*N*) und die als Basalstumpf (*B*) gekennzeichneten Theile des Rippenträgers bestehen schon aus wohl entwickeltem hyalinem Knorpel. Dagegen findet sich an Stelle der dorsalen Spange des fertigen Rippenträgers ein Gewebsstrang, der noch nicht den Charakter hyalinen Knorpels trägt (*b*). Er besteht aus Elementen mit meist ovalen, grossen Kernen, zwischen denen eine trübe Grundsubstanz liegt. Ausser durch das Fehlen der Homogenität unterscheidet sich diese von der Intercellularsubstanz des Hyalinknorpels dieses Stadiums dadurch, dass sie sich mit Borax-Karmin nicht färbt, während die Grundsubstanz der Neuralbögen und der Basalstümpfe eine schwach röthliche Färbung annimmt. Der beschriebene Zellstrang, der wohl als vorknorpelig zu bezeichnen ist, wird vom Knorpel des Neuralbogens durch dessen eben in Entwickelung begriffene Knochenscheide getrennt, dagegen geht er in das Knorpelgewebe des Basalstumpfes ohne Grenze über.

Dieses Verhalten zeigt, dass der dorsale Rippenträgertheil ontogenetisch jünger ist, als der eigentliche Basalstumpf und beweist damit auch sein geringeres

phylogenetisches Alter. Es zeigt ihn ferner schon in diesem frühen Stadium unabhängig vom Neuralbogen, aber in Kontinuität mit dem Basalstumpf. Dadurch wird es wahrscheinlich gemacht, dass die dorsale Spange genetisch zum Basalstumpf gehört, der also durch sie eine sekundäre Verbindung am Neuralbogen erwarb.

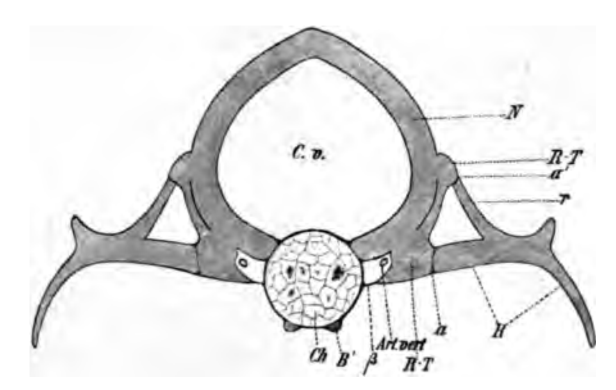


Fig. IV.

Salamandra maculosa. Neugeborene Larve. 4. Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *B'* dem primitiven Basalstumpf zugehöriges Knorpelstück.

An den bei Menobranchus beschriebenen Zustand des Rippenträgers schliesst sich das Verhalten an, den dieser Theil bei jüngeren Larven von **Salamandra maculosa** aufweist (Fig. IV und Fig. 3, Taf. I, R—T).

In erster Linie sehen wir, dass der dem Wirbelkörper unmittelbar aufsitzende Theil des Basalstumpfs (*B*) von Menobranchus (= ventrale Querfortsatzwurzel) bei Salamandra durch eine dünne Knochenspange vertreten wird (*β*), die im Allgemeinen keine knorpelige Anlage besitzt. Ihre Befestigung am Wirbelkörper liegt an den vorderen Wirbeln im Niveau des Vorderrandes des schmalen knorpeligen Neuralbogens, an den hinteren Wirbeln etwas vor jenen. Charakteristisch ist ihre Lage ventral von der Arteria vertebralis (*Art. vert.*). Von dem medialen Theil des primitiven Basalstumpfs erhält sich bei Salamandra ziemlich allgemein ein kleines Stück als ein vom Rippenträger ausgehender Knorpelzapfen, der, cranial- und medianwärts gerichtet, die laterale Ansatzstelle der beschriebenen Knochenspange (*β*) bildet (Fig. IV). In einzelnen Fällen findet sich aber der mediale Theil des knorpeligen Basalstumpfs vollständig erhalten vor. Der Menobranchuszustand tritt also gelegentlich auch bei Salamandra auf. Die wiederholt erwähnte knöcherne Spange (*β*) wurde von GOETTE (15) längst dargestellt, aber naturgemäss als eine sekundäre Knochenbildung beurtheilt, da das Verhalten von Menobranchus und die nicht gerade häufigen Befunde bei Salamandra, die zuletzt erwähnt wurden, nicht bekannt waren.

Weiter sehen wir den bei Menobranchus gut entwickelten lateralen Theil des Basalstumpfs (Fig. I) bei Salamandra stark verkürzt. Die Ansatzstelle der Rippe (*a*) kommt damit viel näher an den Wirbelbogen heran, als bei Menobranchus. Sie liegt hier auch höher als dort, etwa in der Höhe der dorsalen Hälfte der Chorda dorsalis (*Ch.*)

Durch diese Verhältnisse wird das Bild des alten Basalstumpfs verwischt, der dorsale (sekundäre) Theil des Rippenträgers bildet den Haupttheil des Rippenbefestigungsapparates. In ihm ging der primitive Basalstumpf, soweit er nicht rückgebildet wurde, auf.

Der Rippenträger reicht bei Salamandra nicht ganz so weit dorsalwärts hinauf wie bei Menobranchus. Er erreicht etwa die Mitte der Neuralbogenhöhe. An seinem dorsalen Ende zeigt er eine leichte Anschwellung, an der sich die dorsale Rippenspange befestigt. Beide Theile stehen hier ebenso in kontinuirlichem Zusammenhang mit einander (*a'*), wie der Haupttheil der Rippe mit dem ventralen Theil des Rippenträgers.

Auch bei Salamandra besteht aber kein vollkommener Anschluss des Rippenträgers an den oberen Bogen. Auch hier erscheint der Rippenträger (*R-T*) mehr als eine dem oberen Bogen (*N*) nur angelehnte Leiste (Textfig. IV u. Fig. 5 Taf. I). Beide werden grösstentheils durch den Knochenüberzug des Neuralbogens von einander getrennt. Fast überall aber finden sich Fenster in der trennenden Knochenschicht in annähernd regelmässiger Anordnung. Ein grösseres lässt den ventralen Theil des Rippenträgerknorpels mit dem Neuralbogenknorpel in Verbindung treten, ein meist kleineres, oft ganz unbedeutendes Fenster leistet dasselbe für den dorsalen Theil des Rippenträgers.

In den hinteren Theilen des Rumpfes nimmt der Rippenträger allmählich an Höhe ab. Er bildet schliesslich nur noch ein kurzes Knorpelstück, das dem basalen Theil des Neuralbogens angeschlossen ist und nur dem ventralen Abschnitt der vorderen Rippenträger entspricht. Erheblichere Ausdehnung gewinnt der Rippenträger aber wieder am Sakralwirbel, wo er die starke, zweiköpfige Sakralrippe trägt. An den ersten beiden Schwanzwirbeln finden wir dagegen an seiner Stelle wieder einen einfachen kurzen, knorpeligen Querfortsatz an der Basis des Neuralbogens, der schräg gegen den medialen Rand des Horizontalseptums hinabzieht. Sein Verhalten zum Knorpel des oberen Bogens ist verschiedenartig. Beide können durch eine Knochenschicht getrennt sein, die gelegentlich auch eine Oeffnung aufweist, oder sie stehen in breitem unmittelbarem Zusammenhang. Auch hier besteht noch die Knochenspange (vergl. Fig. VI β) zwischen Rippenträger und Wirbelkörper. Sie befestigt sich am letzteren getrennt von den unteren Bogenbildungen, die der Ventralseite der beiden ersten Schwanzwirbel ansitzen. Am dritten Schwanzwirbel, der zuerst einen geschlossenen Hämalbogen aufweist, fand sich nur noch einseitig ein kleines, vom Neuralbogen durch dessen Knochenscheide getrenntes Knorpelstück als Rest eines Rippenträgers vor.

Im Verhalten der knorpeligen Schwanzwirbelquerfortsätze zeigt sich also ein erheblicher Unterschied zwischen Menobranchus und Salamandra. Die Querfortsätze bei Menobranchus liegen ventral von der Arteria vertebralis und hängen mit dem unteren Bogensytem zusammen (Fig. 2 Taf. I). Die Querfortsätze von Salamandra liegen dorsal und nach aussen von der genannten Arterie und befestigen sich am

oberen Bogen (ebenso wie in Fig. VI). Dieser Unterschied klärt sich nach den obigen Ausführungen leicht auf. Bei Menobranchus liegen am Schwanz noch die primitiven, von den Fischen übernommenen Zustände vor. Bei Salamandra dagegen besteht nur das laterale Ende des knorpeligen caudalen Querfortsatzes von Menobranchus sammt einer sekundären Verbindung mit dem Neuralbogen. Seine ursprüngliche Kontinuität aber mit dem Hämalbogen ist verloren gegangen. Die caudalen knorpeligen Querfortsätze bei Menobranchus sind also denen von Salamandra nicht komplet homolog. Die Richtigkeit dieser Beurtheilung wird dadurch nicht in Frage gestellt, dass bei Salamandra die Knochenbrücke (β) zwischen Querfortsatz und Wirbelkörper, die doch den hier rückgebildeten Theil des caudalen Querfortsatzes von Menobranchus ersetzen soll, nicht mit den Bestandtheilen des unteren Bogensystems in Verbindung steht, sondern getrennt von ihnen am Wirbelkörper endet. Dieses Verhalten fanden wir ja schon bei Menobranchus vorbereitet. Wir sahen hier verschiedentlich eine Zerlegung des Hämalbogens in zwei neben einander am Wirbelkörper wurzelnde Theile (Fig. III), von denen der eine (ventrale) den Bogen darstellt, der andere einen Querfortsatz (B'') bildet. Dem grössten Theil des letzteren entspricht aber die fragliche Knochenspange (β) bei Salamandra.

Finden wir also bei Salamandra am Schwanz Rippenrudimente in Verbindung mit Theilen, die den oberen Bögen ansitzen, neben Hämalbögen vor, so handelt es sich dabei um ein vom Ursprünglichen weit entferntes Verhalten, das nicht gegen die Zugehörigkeit der Rippen zum unteren Bogensystem, sondern bei richtigem Verständniss für dieselbe spricht.

Das verhältnissmässig einfache Verhalten des Rippenträgers bei jüngeren Larven erfährt im späteren Larvenleben eine Komplikation, die, wie ich gleich betonen will, für Salamandra charakteristisch zu sein scheint. Wenigstens ist sie mir bei Triton und Pleurodeles nicht begegnet. Untersuchen wir z. B. ein unmittelbar nach der Metamorphose stehendes Thier (Fig. 5 Taf. I), so sehen wir der Aussenseite des noch knorpeligen Rippenträgers ($R—T$) ein diesem parallel laufendes, dünnes Knorpelstück angeschlossen ($r—t$), an dessen Stelle in früheren Stadien indifferent erscheinende Zellen lagen (Fig. 3). Da der obere Theil des Rippenträgers als eine sekundäre Bildung beurtheilt wurde, werden wir den neu hinzugekommenen Theil als „tertiäre Knorpelspange" bezeichnen müssen. Sie verbindet den Vorsprung des Rippenträgers, dem sich der Hauptheil der Rippe anheftet, mit dem verdickten oberen Theil desselben. Ihre Zellen sind etwas kleiner als die Knorpelzellen der übrigen Theile der Wirbelsäule. Die tertiäre Spange verhält sich zum Rippenträger sehr ähnlich, wie dieser zum Neuralbogen (Fig. 5), d. h. sie erscheint bis zu einem gewissen Grade selbstständig von ihm, da Knochengewebe sich zwischen beide trennend einschiebt. So gut wie immer stand sie aber mit dem dorsalen und ventralen Theil des Rippenträgers in Kontinuität. Gelegentlich besass sie auch in ihrem mittleren Theil direkten Zusammenhang mit dem Rippenträgerknorpel. Nur einmal fand ich die Spange auch an ihrem ventralen Ende durch eine Knochenschicht vom Rippenträger getrennt. Sie bildet eine nicht unbedeutende Verstärkung des ursprünglichen Rippenträgers.

Eine besondere, soviel ich sehe, noch nicht beschriebene Eigenthümlichkeit der Salamanderlarven besteht darin, dass sich hier an der Ventralseite der Rumpfwirbel dem unteren Bogensystem zugehörige Knorpelstücke finden. Sie sitzen bei jungen Thieren als kleine rundliche Höcker der Chorda an (Textfig. IV und Fig. 4, Taf. I *B'*). Zuweilen finden sich je zwei vor, die die Aorta zwischen sich fassen. Meist aber sind sie in der Einzahl vorhanden und liegen dann entweder rechts oder links von der Aorta, seitlich von der Medianebene. Diese Störung der Symmetrie ist mit Sicherheit auf den hier eingetretenen Ausfall eines zweiten Knorpelstückes zurückzuführen. Wie sagittale Längsschnitte zeigen, liegen die Knorpel gerade der Mitte der Wirbelkörper an. Sie nehmen in den hinteren Theilen des Rumpfes an Länge etwas zu. Am Schwanz bilden die Hämalbögen ihre Fortsetzung. Sie stehen mit der Knochenspange des Rippenträgers (Fig. IV β) in keiner Verbindung. Diese Trennung beider Theile wird ebenso als sekundärer Zustand zu beurtheilen sein, wie das entsprechende Verhalten der Hämalbögen an der Schwanzwirbelsäule (s. o.). Ob die beschriebenen Knorpelstücke ein regelmässiges Vorkommniss bilden, kann ich nicht sagen. Ich fand sie bei zwei neugeborenen Larven an dem grössten Theile der Rumpfwirbel. Jedenfalls werden sie frühzeitig durch die fortschreitende Knochenbildung zerstört. Bei älteren Larven habe ich nie mehr etwas von ihnen wahrnehmen können.

Nachdem wir uns eben eingehend mit dem Rippenträger von Salamandra beschäftigt haben, können wir uns bei der Darstellung der entsprechenden Verhältnisse von Triton alpestris kurz fassen. Der Rippenträger ist auch hier, wie Fig. V zeigt, als ein leistenartiger Vorsprung der Aussenseite des Neuralbogens (*N*) angeschlossen (*R—T*) (vergl. Knickmeyer [22]) und entspricht dem medialen Rand des zugehörigen transversalen Myoseptums. Er zeichnet sich vor dem von Salamandra durch die mächtige Entfaltung seines dorsalen Theiles aus. Mit letzterem überragt er den oberen Bogen nach hinten zu (Fig. 7 Taf. II). Hier ist ihm die obere Spange der Rippe angeschlossen (*r*). Wie bei Salamandra dient ein kurzer lateral- und etwas caudalwärts gerichteter Vorsprung seines ventralen Theiles dem Hauptheil der Rippe zur Befestigung (Fig. V *a*). Von diesem Theil, meist von einem Knorpelvorsprung desselben, geht wie bei Salamandra eine dünne Knochenspange (β) aus, die ventralwärts von der Arteria vertebralis (*Art. vert.*) nach vorn und medianwärts verläuft und sich am Wirbelkörper ansetzt, und zwar an der Grenze seines vorderen ersten und zweiten Viertels. Sie entspricht natürlich auch hier der Basis des primi-

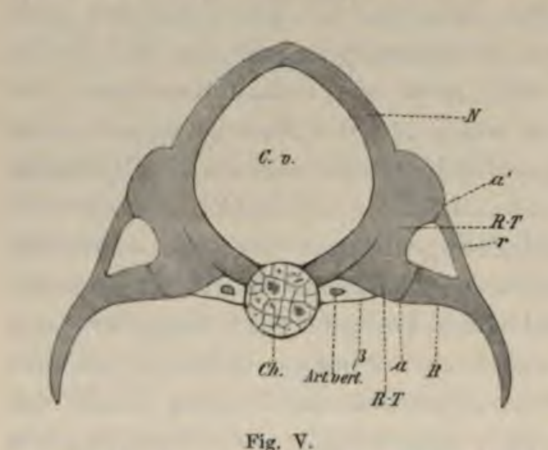


Fig. V.

Triton alpestris. Larve 23 mm. Zweiter Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. Bezeichnungen siehe am Schluss der Arbeit.

tiven Basalstumpfes und damit der sogenannten ventralen Querfortsatzwurzel des fertigen Wirbels. Nur einmal fand ich sie durch einen Knorpelbalken vertreten. Auch bei Triton trifft man demnach gelegentlich wenigstens Rückschläge in ein Menobranchusstadium. Am Schwanz bestanden Rippenträger an den ersten beiden Wirbeln. Sie verhielten sich ganz entsprechend wie bei Salamandra, sodass von einer besonderen Schilderung Abstand genommen werden kann. (Fig. VI.)

Auch bei Triton ist also der basale Theil des knorpeligen Basalstumpfes, wenigstens der Regel nach, verloren gegangen. Der laterale Theil, bei Menobranchus weit vorragend, hat sich verkürzt. In dem dadurch erheblich vereinfachten knorpeligen Rippenträger erscheint der noch erhaltene Rest des alten Basalstumpfes nicht mehr als ein besonderer, deutlich abgegrenzter Bestandtheil, wie es bei Menobranchus der Fall war.

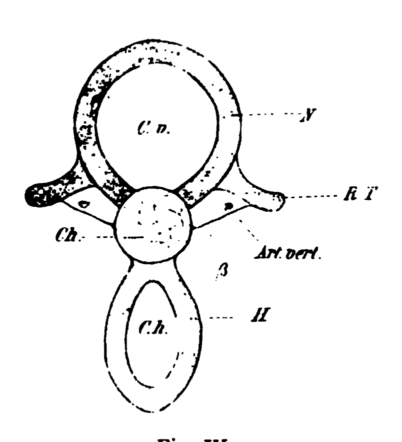


Fig. VI.

Triton alpestris. Larve 23 mm. Zweiter Schwanzwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

Von Bedeutung ist nun, dass besonders an den vorderen Wirbeln der Zusammenhang zwischen Rippenträger und Neuralbogen ein weit ausgiebigerer ist, als bei Salamandra (Fig. V). In vielen Segmenten hängen beide in langer Linie unmittelbar mit einander zusammen; nur dorsal und ventral greift vom Ueberzug des Neuralbogens her eine kurze Knochenlamelle zwischen beide ein. Auf horizontalen Längsschnitten (Fig. 7 Taf. II) zeigt sich allerdings zwischen Neuralbogen (*N*) und Rippenträger (*R.-T.*) oft vorn wie hinten eine seichte Furche, die beider Grenze andeutet. Ferner finden sich die Knorpelzellen beider Theile zuweilen derart angeordnet, dass eine Scheidewand von Knorpelgrundsubstanz zwischen ihnen besteht. An vielen Schnitten aber könnte man entschieden den Eindruck bekommen, dass der Rippenträger zum oberen Bogen gehört (Fig. 7). Da wir nun durch die bereits zitirte Untersuchung KNICKMEYER's (22) und auch aus unserer bisherigen eigenen Erfahrung wissen, dass Rippenträger und Neuralbogen ursprünglich nur einander angelehnt, aber nicht mit einander verschmolzen sind, so können wir bei Triton von dem Fortschritt einer Assimilirung des Rippenträgers an den oberen Bogen sprechen, die sich schon bei Menobranchus und Salamandra angebahnt zeigt. Ein weiterer Fortgang dieses phylogenetischen Vorganges könnte zu einem völligen Anschluss des Rippenträgers an den Neuralbogen, d. h. zu der Umbildung desselben in einen Querfortsatz des oberen Bogens führen. Dass damit der Zustand erreicht wäre, den die Saurier aufweisen, liegt auf der Hand.

Einige Besonderheiten zeichnen den Rippenträger von Pleurodeles Waltlii aus (Fig. 6 Taf. I), von welcher Art eine 3,5 cm lange Larve untersucht wurde. Im Grossen und Ganzen finden sich allerdings dieselben Verhältnisse wie bei den

vorher behandelten Salamandrinen. Die vorspringende Befestigungsstelle der unteren Rippenspange am ventralen Ende des Trägers liegt aber etwas höher als es dort der Fall war, etwa im Niveau der Dorsalfläche der Wirbelkörper. In dieser Beziehung liegt also ein Fortschritt in der von den vorher untersuchten Formen eingeschlagenen Richtung vor. Andererseits bleibt Pleurodeles in der Innigkeit des Anschlusses des Rippenträgers (*R.-T.*) an den Neuralbogen (*N*) hinter Triton zurück. An den vorderen Rumpfwirbeln fand sich ein Zusammenhang zwischen beiden nur im Bereich des obersten Theiles des Rippenträgers an der etwas verstärkten Stelle, welche die dorsale Rippenspange aufnimmt. In den hinteren Theilen des Rumpfes wurden beide Theile zuweilen in ganzer Ausdehnung durch Knochengewebe von einander getrennt (vergl. Fig. 6 *b*); an anderen Stellen fanden sich in der Knochenscheidewand mannigfaltig angeordnete kleine Verbindungsöffnungen vor (vergl. Fig. 6 *a*). Fast überall aber lehnte sich der Rippenträger nur mit einem verhältnissmässig kleinen Theil seiner Oberfläche an den oberen Bogen an (Fig. 6) und zeigte dadurch seine Selbstständigkeit von jenem.

Wir schliessen jetzt die Prüfung der Rippenträger der Urodelen ab. Die Schwierigkeiten, die sich ihrer Beurtheilung entgegenstellten, wenn man sie mit den bei Fischen bekannten Verhältnissen verglich, sind gehoben. Auch bei den Urodelen werden die Rippen ursprünglich (Menobranchus) von vollkommen erhaltenen knorpeligen Basalstümpfen getragen, welche am Schwanz in die Hämalbogenbildungen übergehen*). Die Basalstümpfe gewinnen aber eine sekundäre Verbindung mit den Neuralbögen durch ein dorsalwärts aufsteigendes, sich letzteren anschliessendes Knorpelstück. Der Rippenträger der Urodelen baut sich also aus zwei sehr verschieden alten, aber unmittelbar zusammenhängenden Theilen auf. Das sekundäre Knorpelstück wird nun bei den Salamandrinen allmählich zum Haupttheil des Rippenträgers; der proximale Theil des knorpeligen Basalstumpfes geht verloren und wird durch eine Knochenspange ersetzt; der laterale Theil des Basalstumpfs verkleinert sich, sodass schliesslich sein, die ventrale Rippenspange tragender Rest nicht mehr als ein besonderer Theil des Rippenträgers in die Augen fällt.

2.

Wir kommen nunmehr zur Untersuchung der Rippen der Urodelen selbst und zwar in erster Linie ihres knorpeligen Zustandes.

*) In seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (2. Auflage) beschreibt WIEDERSHEIM den Querfortsatz des ausgebildeten Urodelenwirbels als aus zwei Wurzeln zusammengesetzt, einer ventralen, die vom Wirbelkörper und einer dorsalen, die vom oberen Bogen entspringt. Ich hebe nun besonders hervor, dass WIEDERSHEIM die ventrale Wurzel ein „Homologon des Basalstumpfes der Ganoiden und Selachier" nennt. WIEDERSHEIM hat damit bereits einen sehr wesentlichen Punkt der obigen Ausführungen kurz bezeichnet.

Die Rippen der 43 mm langen Menobranchus-Larve sollen an erster Stelle behandelt werden. Dass sie ebenso wie die der übrigen Urodelen den Transversalsepten eingelagert und gleichzeitig dem Horizontalseptum angeschlossen sind, ist selbstverständlich. Wie eine genauere Prüfung zeigt, liegt der basale Theil der Rippen der Unterseite der horizontalen Scheidewand an, ragt also wesentlich in das zugehörige ventrale Transversalseptum ein; die lateralen Theile springen gleichmässig in das dorsale und ventrale Transversalseptum vor.

Die vordersten Rippen erreichen mit ihrem distalen Ende die Oberfläche der Muskulatur am Grunde der Längsfurche, die den dorsalen und ventralen Theil derselben, der Seitenlinie entsprechend, äusserlich scheidet. Nur die erste Rippe zeigt hier eine terminale Gabelung (Fig. I. pag. 399 [7]). Ein kurzer Ast steigt dorsalwärts an. Er folgt dabei dem lateralen Rand des dorsalen Transversalseptums, das an der Oberfläche der Muskelmasse zum Vorschein kommt. In entsprechender Weise ist dem lateralen Rand des ventralen Transversalseptums der untere, etwas längere Gabelast eingelagert, von dem ein schwacher, zur Skapula ziehender Muskel entspringt. Auffallend ist übrigens die ventrale Lage des dorsalen Skapularandes, wenn man sie mit der hohen Stellung bei den Salamandrinen vergleicht.

Nach dem Schwanz zu nehmen die Rippen ganz allmählich an Länge ab. Bemerkenswerth ist dabei, dass dem lateralen Ende der zweiten Rippe einer Seite ein kleines, ganz selbstständiges Knorpelstück angelagert war. Die letzte Rumpfrippe stellt ein ganz kurzes Stäbchen vor, das gerade nur in die Muskulatur hineinragt. Es mass etwa ein Sechstel der Länge der vordersten Rippe. Im Gegensatz hierzu zeigt die Sakralrippe eine auffallende Entwickelung, die nicht hinter der der vordersten Rumpfrippe zurückbleibt (Fig. II pag. 402 [10] *R*.) Anders als jene schliesst sie sich aber nur in ihrem Anfangstheil an das horizontale Myoseptum an, dann senkt sie sich, nach unten abbiegend, tief in das ventrale Transversalseptum hinein. Sie erreicht schliesslich die Aussenfläche der Muskulatur in einem Niveau, das um den doppelten Betrag des Chordaquerdurchmessers ventral von der Wirbelsäule liegt. Hier verbindet sie sich mit dem dorsalen Theil des Beckengürtels (*Jl*), der demgemäss eine sehr tiefe Lage einnimmt. Hinter dem Sakralwirbel fanden sich nur noch zwei Paare ganz unbedeutender Rippenrudimente vor.

Dass die Rippen mit dem Basalstumpfende in Kontinuität stehen, ist bereits oben dargestellt worden (pag. 400 [8]).

Auch bei Menobranchus tritt die Zweiköpfigkeit der Urodelenrippe in Erscheinung. Am ersten Rippenpaare ist die dorsale Spange am stärksten entwickelt (Fig. I *r*.). Sie geht etwa in der Mitte des Horizontalseptums von der Rippe (*R*) ab. Im dorsalen Transversalseptum gelagert, zieht sie nach vorn und medianwärts auf das obere Ende des Rippenträgers zu. Sie erreicht dasselbe aber nicht, sondern wird durch ein Ligament (*L*) an der knöchernen Verbreiterung (K′) des Rippenträgers und zwar an deren oberen lateralen Vorsprung befestigt. Die Verbindung der dorsalen Spange mit dem Hauptheil der Rippe ist dagegen eine kontinuirliche. Sie bildet eine einfache Abzweigung derselben. Die gleichen Verhältnisse zeigte das zweite Rippenpaar.

Nur war hier die dorsale Rippenspange ein erhebliches Stück kürzer als vorn. An der dritten Rippe der einen Seite war nichts mehr von einer dorsalen Spange zu bemerken, während auf der anderen Seite ein kleiner Höcker an der Dorsalseite der Rippe ihre Stelle andeutet. Beiderseits war das Ligament, das in den vorderen Segmenten dorsale Rippenspange und Rippenträger miteinander verband, bis zum Haupttheil der Rippe selbst verlängert und vertrat damit die hier fehlende dorsale Spange. Es fand sich auch in den folgenden Segmenten noch vor. Erwähnt muss werden, dass dicht an der vierten Rippe der einen Seite in seinem ventralen Ende eine Gruppe isolirter Knorpelzellen eingelagert war, zwischen denen sich Spuren hyaliner Grundsubstanz zeigten. Ausgebildete Zweiköpfigkeit weist dann wieder die Sakralrippe auf (Fig. II). Dicht an ihrer proximalen Ansatzstelle (*a*) erhebt sich von ihrer dorsalen Seite ein kurzer, medianwärts gerichteter Höcker (*r*). Ein kurzes Band (*a'*) verbindet ihn mit dem oben beschriebenen zweiten Vorsprung an der Aussenseite des Rippenträgers (s. pag. 402 [10]). An beiden Enden gehen die Fasern dieses Bandes in die Grundsubstanz der miteinander verbundenen Knorpelstücke über. Zwischen ihnen finden sich einzelne oder in Gruppen angeordnete Knorpelzellen mit spärlicher hyaliner Grundsubstanz.

Einige Abweichungen von den Verhältnissen bei Menobranchus zeigen die Rippen der Larven von Salamandra maculosa. Wir finden hier die Zweiköpfigkeit viel weiter ausgebildet als dort (Fig. IV pag. 405 [13]). An den vorderen Wirbeln wenigstens erreicht die dorsale Spange (*r*) den oberen Theil des knorpeligen Rippenträgers (*R.-T.*) und hängt mit ihm ebenso kontinuirlich zusammen wie der Haupttheil der Rippen mit dem ventralen Theil des Trägers. Weiter caudalwärts werden die oberen Spangen allmählich kürzer und stehen dann, wie diejenigen von Menobranchus, nur noch durch ein Band mit dem Rippenträger in Verbindung. Schliesslich schwinden sie ganz. In gleichem Maasse verkürzen sich die Rippen selbst und stellen schliesslich nur noch ganz kleine Knorpelstücke vor. Die Sakralrippe ist im Gegensatz zu ihnen wieder mächtig entwickelt und ausgesprochen zweiköpfig. Beide Köpfe sind dem Rippenträger in gleicher Weise angeschlossen, wie die vorderen Rippen. Die erste Schwanzrippe entspricht dann wieder an Kleinheit etwa der letzten Rumpfrippe.

Die genaue Lage der Rippen zum Horizontalseptum ist nicht leicht festzustellen, da jenes hier, wie überhaupt bei den Urodelen, ausserordentlich zart ist. Soviel ich erkennen konnte, liegt die Rippe in ihrem grössten Theil der Dorsalseite des Septums angeschlossen, also etwas anders als bei Menobranchus. Dabei dient sie natürlich auch der Festigung der ventralen Myosepten, deren Fasern von der Bauchseite her sich an die Rippen anheften.

Bekannt ist die terminale Gabelung der Rippen: Die vorderen gelangen ebenso wie bei Menobranchus bis zur Seitenfurche zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur. Hier tritt der Haupttheil in das ventrale Transversalseptum ein und zieht dessen Aussenrand eingelagert ein Stück ventralwärts (vergl. Fig. 9 Taf. II). Der dorsale

Gabelast, etwas kürzer und dünner als der ventrale, nimmt die entsprechende Lage im dorsalen Transversalseptum ein. Der ventrale Ast erfährt, wie bekannt, an den beiden ersten Rippen eine plattenartige Verbreiterung, von der ein Muskel entspringt, um zur Scapula zu ziehen. Letztere reicht hier, anders als bei Menobranchus, weit dorsalwärts hinauf in die Höhe der Dorsalseite der Neuralbögen. Die ventralen Endäste der übrigen Rippen dienen den oberflächlichen Lagen der Bauchmuskulatur zur Befestigung (Rectus lateralis, Obliquus externus superficialis) (vergl. F. MAURER [24]). Erwähnenswerth ist endlich, dass die Sakralrippe hier nicht wie bei Menobranchus tief in die ventrale Muskulatur eindringt, sondern ebenso, wie die vorderen Rippen, annähernd horizontal nach aussen zieht, um am lateralen Rand des Horizontalseptums, etwa in der Höhe des transversalen Chordadurchmessers sich durch Bindegewebe mit dem Becken zu verbinden. Das etwas nach der Ventralseite umgebogene Ende der Rippe ist an der Aussenseite der Muskulatur sichtbar. Aehnlich wie den Schultergürtel sehen wir also auch den Beckengürtel bei Salamandra ein erhebliches Stück höher emporragen als bei Menobranchus.

Wir untersuchen jetzt die obere Rippenspange genauer. Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, zeigen GOETTE's Abbildungen (17) die obere Rippenspange zwar in Verbindung mit dem Haupttheil der Rippe, an der Verbindungsstelle weisen sie aber eine Einschnürung oder Furche auf, die eine Grenze zwischen beiden Theilen andeutet. Andere Figuren zeigen, wie die dorsale Rippenspange sich an den Haupttheil der Rippe anlegt, ihr ein Stück parallel vorläuft und dann von ihr divergirt, um frei zu enden. Beides scheint eine Gleichwerthigkeit beider Theile der Rippe anzudeuten.

Bei neugeborenen Salamanderlarven fand ich nun die obere Spange der Rippe stets in völligem Zusammenhang mit dem Haupttheil derselben; sie erscheint als ein integrirender Bestandtheil desselben, indem sie an ihrem ventralen Ende ohne die geringste Andeutung einer Grenze in ihn übergeht (Fig. IV). Die distalen Theile der vorderen Rippen sind jenseits der Anheftungsstelle der dorsalen Spange etwas verbreitert. Ihre Querschnitte zeigen aber deutlich, dass es sich hier um ganz einheitliche Bildungen handelt, dass die Verbreiterung nicht etwa durch die Aneinanderlagerung zweier parallel laufender Stücke zu Stande kommt. An den hinteren Rippen fehlt diese Verbreiterung; der Querschnitt der Rippe ist lateral von der dorsalen Spange ebenso rund gestaltet, wie medial von ihr. Vielleicht verdient Erwähnung, dass sich gelegentlich lochförmige Durchbohrungen für Gefässe in den Rippen zeigen. Ein derartiges Loch fand ich an dem lateralen verbreiterten Theil einer vorderen Rippe, während ein anderes den ventralen Theil einer dorsalen Spange durchsetzt. Die Verschiedenheit ihrer Lokalisirung zeigt, dass ihnen keine besondere morphologische Bedeutung zukommt, wie etwa dem Foramen thyreoideum am Schildknorpel des Säugethierkehlkopfes.

Bei älteren Thieren, z. B. bei dem schon oben untersuchten eben metamorphosirten Salamander finden sich zum Theil dieselben Verhältnisse, wie bei der jungen Larve, d. h. in einer grossen Reihe von Fällen stellt die dorsale Rippenspange ein-

fach eine dorsale Abzweigung der Rippe vor. Beide Theile sind übrigens hier in ihrer knorpeligen Anlage noch völlig erhalten. In anderen Segmenten dagegen zeigen sich ähnliche Verhältnisse wie sie Goette abbildete. Die dorsale Spange steht hier zwar in kontinuirlichem Zusammenhang mit der Rippe, von ihrem ventralen Ende sendet sie aber einen kurzen, oft unregelmässig gestalteten Fortsatz aus, der an der Dorsalseite der Rippe lateralwärts zieht. An seinem Ende entfernt er sich in einzelnen Fällen etwas von der Rippe und kommt dadurch mehr in das Innere des dorsalen Transversalseptums zu liegen. In seiner ganzen Länge verbindet ihn Knochengewebe mit dem knöchernen Ueberzug der Rippe. In einem Fall endlich fand ich die dorsale Spange von dem Rippenknorpel ganz durch eine dünne Knochenschicht getrennt.

Die Rippen der Larven von Triton alpestris stimmen in ihrem Verhalten derart mit denen von Salamandra überein, dass ich von einer allgemeineren Schilderung Abstand nehmen kann, um gleich die uns besonders interessirenden Verhältnisse darzustellen. Meist bildet die dorsale Spange eine einfache Abzweigung des Haupttheils der Rippe (Fig. V pag. 408 [16]). Häufig finden sich aber auch Abweichungen von diesem Verhalten. In einem Fall besass die dorsale Spange an einem der vordersten Rippenpaare eine besondere Verstärkung. Von ihrem mittleren Theil ging hier ein Knorpelstab aus, der ventralwärts zog und sich mit der Rippe medial von der Ansatzstelle der dorsalen Spange selbst verband. Er bildete eine Art von Stützpfeiler zwischen beiden, durch ihn verbundenen Theilen. Auf der einen Seite war dieser Pfeiler dicht vor seinem ventralen Ende noch gegabelt. Weiter findet sich gelegentlich in den hinteren Theilen des Rumpfes die dorsale Spange getrennt vom Haupttheil der Rippe. Sie hängt hier auch nicht mehr direkt mit dem Rippenträger zusammen. Einmal reichte dabei die dorsale Spange noch unmittelbar an die Rippe heran. In einem anderen Segment vertrat sie ein kleines, ganz isolirtes Knorpelstück, das von Rippenträger und Rippe gleichweit entfernt war.

Bedeutsam ist ferner, dass auch an dem Haupttheil der Rippe selbst Unregelmässigkeiten vorkommen. Vom Ende der dritten Rippe einer Seite war bei einer jungen Larve der dorsale Gabelast völlig getrennt. Die siebente Rippe eines anderen Thieres war einseitig, lateral von der Ansatzstelle der dorsalen Spange auf einer kurzen Strecke derartig verdünnt, dass man bei Untersuchung mit schwacher Vergrösserung die Rippe hier unterbrochen glauben konnte.

Die Untersuchung der Larve von Pleurodeles Waltlii ergab keine für unsere Fragen wesentlichen Resultate.

Ueberblicken wir noch einmal das Verhalten der Urodelenrippen, so finden wir sie zunächst, ebenso wie die Rippen der Fische den Basalstümpfen resp. deren Resten verbunden. Ferner nehmen sie dieselbe Lage wie die oberen Fischrippen ein, nämlich die Kreuzungslinien der transversalen und des horizontalen Transversalseptums. Geringfügige Abweichungen finden sich hier allerdings zwischen den Ver-

hältnissen bei Menobranchus und bei den Fischen einerseits, bei den Salamandrinen andererseits. Wenn wir aber entsprechende Schwankungen auch innerhalb der Fische selbst wahrnehmen, so werden wir ihnen keine wesentliche Bedeutung beilegen können (vergl. 14, Textfig. VII u. III). Ob also die Rippe der Dorsal- oder Ventralseite des Septum horizontale angelagert ist, kommt für ihre Beurtheilung nicht in Betracht.

Wenn wir bei den Urodelen die Rippe mit ihrem Ende in die ventrale Muskulatur mehr oder weniger tief eindringen sehen, so finden wir auch diese Verhältnisse bereits bei den Fischen vorbereitet. Bei Calamoichthys gehört das Ende der oberen Rippe der ventralen Muskulatur an (vergl. 14). Bei einem Squaliden: Scyllium canicula ist dies Verhalten besonders ausgeprägt; hier ragt der laterale Theil der Rippe nicht unerheblich in die ventrale Muskelmasse ein und entfernt sich damit vom horizontalen Septum (vergl. 14, Textfig. III und XIX.). Beachtenswerth ist, dass auch in den Fällen, in denen bei den Urodelen die Rippen am weitesten in die ventrale Muskulatur eingreifen, sie doch hier ganz anders gelagert sind, als die speziell der ventralen Rumpfmuskulatur angehörigen unteren Rippen (Pleuralbögen) der Fische. Während diese den medialen Rand der ventralen Transversalsepten einnehmen (vergl. 14, Textfig. X, XI, XII) liegen jene in den äusseren Theilen dieser Septen eingeschlossen.

Auch die terminale Gabelung der Urodelenrippen besitzt bei den Fischen eine Analogie: Bei einigen Teleostiern finden sich knorpelige Reste oberer Rippen vor, in Gestalt der sog. Cartilagines intermusculares BRUCH's (s. 14). Bei den Clupeiden haben sich nun die lateralen Enden von oberen Rippen erhalten, und diese zeigen eine ausgesprochene Gabelung (14, Textfig. IV und XII).

Was nun die proximale Gabelung betrifft, so bildet in der Mehrzahl der Fälle die dorsale Spange eine einfache Abzweigung der Rippe, die entweder kontinuirlich mit dem oberen Theil des Rippenträgers zusammenhängt oder durch Bindegewebe mit ihm verbunden ist. Sie liegt im dorsalen Transversalseptum*). Von diesem einfachen Verhalten finden sich nun Abweichungen nach zwei verschiedenen Richtungen. Zuweilen ist die dorsale Spange durch besondere Fortsatzbildungen vergrössert. Diese können entweder von dem ventralen Ende der Spange ausgehen und, der Dorsalseite der Rippe angeschlossen, diese lateralwärts begleiten, oder sie bilden Pfeiler, die zwischen der dorsalen Spange und dem medialen Theil der Rippe ausgespannt sind. In anderen Fällen finden sich Verkleinerungen der knorpeligen dorsalen Spange. Sie erreicht dann die Rippe selbst nicht; auch mit dem Rippenträger ist sie in diesen Fällen nur durch Bindegewebe verbunden. Es braucht sich hierbei nicht um eine Verringerung der Leistungsfähigkeit des ganzen Apparates zu handeln, wenn nämlich dorsale Spange und Rippe durch Knochengewebe zusammenhängen. Eine geringere funktionelle Bedeutung der dorsalen Spange liegt aber dann vor, wenn sie nur durch ein kleines isolirtes Knorpelstück gebildet wird.

*) Wenn RABL (27 p. 112) bei den Amphibien eine proximale Spaltung des Horizontalseptums annimmt und meint, dass zu dem dorsalen Theil desselben die dorsale Rippenspange gehört, so stimmt diese Annahme mit den bestehenden Verhältnissen nicht überein.

Es ist nun wohl von vornherein wahrscheinlich, dass es sich in den letzterwähnten Fällen um rückgebildete, nicht etwa erst in Ausbildung begriffene Theile handelt. Dann müssen sich aber noch andere Symptome einer Rückbildung im Bereich der Rippen erkennen lassen. Als ein solches ist zunächst jedenfalls das oben erwähnte Vorkommen kleiner selbstständiger Knorpelstücke zu betrachten, welche in der Fortsetzung der distalen Rippenenden liegen. Sie weisen auf eine früher erheblichere Ausdehnung der Rippen hin. Dann gehört hierher die streckenweise Verdünnung des Rippenknorpels, die oben (pag. 414 [22]) beschrieben wurde.

Auch das Verhalten der Sakralrippe scheint mir für eine ursprünglich allgemein grössere Länge der Rippen zu sprechen. Wir haben auf die bekannte Thatsache hingewiesen, dass die Sakralrippe die Nachbarrippen ganz erheblich an Länge überragt. Man könnte diesen Unterschied damit erklären, dass von den ursprünglich kurzen hinteren Rippen des Rumpfes ein Paar sich verlängerte und mit dem Beckengürtel in Verbindung trat. Für einen derartigen Vorgang würde aber keine Veranlassung sich erkennen lassen, wenn man nicht etwa das Endresultat desselben, die Fixirung des Beckengürtels als solche gelten lassen wollte. Die einzig mögliche Erklärung der fraglichen Verhältnisse ist vielmehr die, dass die hintersten Rippen ursprünglich eine annähernd gleichmässige und zwar erheblichere Länge besassen, als es jetzt der Fall ist, sodass an eines ihrer Paare die Anheftung des Beckengürtels erfolgen konnte. In Folge dieser besonderen Inanspruchnahme erhielt sich dann die betreffende Rippe, als Sakralrippe, in starker Ausbildung und überragt nun die sich allmählich verkürzenden Nachbarrippen beträchtlich an Länge.

Die geringe dorsale Entfaltung des Iliums von Menobranchus muss als ein ursprünglicher Zustand gelten. Sie entspricht dem Verhalten des Beckengürtels bei den Fischen noch am meisten (vergl. auch Wiedersheim [33 und 34]). Das Becken erfährt innerhalb der Urodelen eine Vergrösserung in dorsaler Richtung. Das Gleiche gilt übrigens auch für den Schultergürtel. Da die Länge der Sakralrippe von der Lage des dorsalen Endes des Darmbeins abhängt, wird die starke Längenausdehnung der Sakralrippe von Menobranchus einen ursprünglicheren Charakter darstellen, als ihre geringere Länge bei den Salamandrinen. Daraus ergiebt sich, dass die hinteren Rumpfrippen der Vorfahren unserer Urodelen in einem bestimmten phylogenetischen Stadium mindestens die Länge der jetzigen Sakralrippe von Menobranchus besassen.

Wenn nun diese Annahme berechtigt ist, so folgt weiter, dass in jenem Stadium die vorderen Rumpfrippen ganz erheblich länger gewesen sein müssen, als es jetzt der Fall ist, denn wir sehen ja überall, dass die Länge der Rippen innerhalb des Rumpfes von hinten nach vorn stark zunimmt.

Damit tritt eine Beziehung der Rippen zu den bekannten Sternalbildungen der Amphibien in den Bereich der Möglichkeit, wie sie bereits Gegenbaur (12) und Ruge (28) auf Grund Goette'scher Untersuchungsresultate angenommen haben: Sowohl bei Anuren (Bombinator igneus) als bei Urodelen sind Bauchrippen nachgewiesen, d. h. Knorpelstücke, die in der Gegend des Schultergürtels in den ventralen Enden eines (Bombinator) oder auch mehrerer Paare von Transversalsepten (Menopoma und

Menobranchus, WIEDERSHEIM [33]) eingelagert sind. Sie hängen entweder paarweise mit einander in der Mittellinie zusammen oder bleiben hier getrennt. Zu demselben System von Skelettheilen rechnet übrigens GOETTE noch das Epipubis der Urodelen und von Dactylethra (Xenopus), (Cartilago ypsiloides). Alle diese Theile liegen, was hervorgehoben zu werden verdient, in den oberflächlichsten Schichten der Bauchmuskulatur, also ebenso wie die distalen Enden der Rippen selbst.

Es hat sich nun im Laufe der letzten Jahre immer mehr herausgestellt, dass knorpelige Theile nicht ohne Weiteres im Bindegewebe zu entstehen pflegen, um in irgend einer Weise Stützapparate zu bilden, sondern dass auch in den Fällen, die anfänglich hierfür zu sprechen schienen, das Knorpelgewebe von einem älteren bereits ausgebildeten Skelettheil stammt. Die Knorpel des Kehlkopfskelets und die Rippen bilden gute Beispiele für jene Art phyletischer Entwickelung. Diese Ergebnisse stellen einen nicht unerheblichen Fortschritt unserer Erkenntniss vor. Bei der Annahme autochthoner Entstehung knorpeliger Skelettheile konnten wir den ersten kleinen Anfängen derselben keinerlei Leistung zuerkennen und entbehrten damit eines Verständnisses für ihre weitere Ausbildung. Nunmehr sehen wir, dass bereits der erste Beginn einer Ausbildung der betreffenden Theile von funktionellem Werth für den Organismus gewesen sein muss, da sie eben von bereits leistungsfähigen Theilen ausging. Damit verstehen wir jetzt auch die Thatsache ihrer allmählich fortschreitenden Entwickelung. Das erste Auftreten hyalinen Knorpels wird also auf immer frühere Epochen der Stammesgeschichte zurückverlegt werden müssen.

Erkennt man die Berechtigung der obigen Sätze an, so wird man es nicht für wahrscheinlich halten, dass die Sternalbildungen der Amphibien, wie sie jetzt bestehen, in loco entstandene Theile bilden, sondern wird sie mit primitiveren Bildungen in Zusammenhang zu bringen suchen. Als solche stellen sich aber eben mit Wahrscheinlichkeit die Rippen dar.

Fassen wir alles zusammen, so werden wir die Rippen der Amphibien für rückgebildete Theile ansehen müssen*). Isolirte Stücke, die an Stelle der dorsalen Rippenspange liegen, werden also in Zusammenhang damit als Rudiment früher stärker entwickelter Bildungen aufzufassen sein. Damit sind wir aber noch immer nicht über die Phylogenese der dorsalen Spange im Klaren. Wir können jedoch auch hierüber von einer Prüfung der Ontogenese Aufschluss erhoffen und wenden uns ihr jetzt zu.

3.

Die Entwickelungsgeschichte der Urodelenrippe ist durch die bereits citirte Untersuchung KNICKMEYER's (22) aufgeklärt worden, welcher die Ergebnisse einer Arbeit von EUGEN FICK (9) und die kurzen Angaben GOETTE's (15. 17) in

*) Als rückgebildet fasste auch WIEDERSHEIM zeitweilig die Urodelenrippen auf (32), nahm aber neuerdings (33) diese Anschauung zurück.

wesentlichen Punkten ergänzte. Wir wissen jetzt, dass die Anlagen von Rippenträger (Querfortsatz) und Rippe bei Triton im vorknorpeligen Stadium zusammenhängen und eine Einheit bilden (Fig. 8, Taf. II. *Rt-R*). Dabei lehnt sich der Rippenträger in Form einer Zellleiste an die Aussenseite des Neuralbogens (*N*) nur an, geht nicht aus jenem hervor und zeigt dadurch seine Unabhängigkeit von ihm*). Die unmittelbare Fortsetzung seines ventralen Endes bildet die Rippenanlage. Die gesammte Anlage besteht aus dicht angeordneten Elementen. Von einer dorsalen Rippenspange ist noch nichts wahrzunehmen.

Der Uebergang des „häutigen“ Zustandes der Anlage in den hyalinknorpeligen geht in den verschiedenen Segmenten verschieden von statten. Der erste Ort, an dem gewöhnlich hyaline Grundsubstanz zuerst auftritt, ist das ventrale Ende des Rippenträgers, das ja, dem alten Basalstumpf zugehörig, den ältesten Bestandtheil des Trägers bildet. Später wandeln sich auch die dorsalen Theile seiner Anlage in Hyalinknorpel um. Im Bereich der späteren Rippe tritt in den vordersten Rumpfsegmenten hyaline Grundsubstanz in dem distalen Ende der Anlage zuerst auf. Dies erfolgt hier sogar vor der Ausbildung hyalinen Knorpels im Rippenträger. Die Umbildung der Rippenanlage schreitet dann medianwärts fort. In manchen Rippenanlagen kommt zu dem distalen Knorpelherd noch ein solcher in ihrem proximalen Theil hinzu, während in anderen die Ausbildung von hyalinem Knorpel im proximalen Theil der Anlage beginnt und von hier sich über die lateralen Theile ausbreitet. Diese Verschiedenheit der Rippen unter einander lässt dem Ort des ersten Auftretens von hyaliner Grundsubstanz innerhalb der vorknorpeligen Anlage keine wesentliche Bedeutung beimessen. Von Wichtigkeit ist aber, dass der Grenzbezirk zwischen Rippe und Träger eine Zeit lang auf dem Vorknorpelstadium stehen bleibt, während die durch ihn zusammengehaltenen Theile bereits hyalinknorpelig sind. Erst etwas später tritt auch zwischen den Zellen dieser Zone hyaline Grundsubstanz auf, die mit derjenigen des Rippenträgers und der Rippe kontinuirlich zusammenhängt. Hier bleibt aber die Intercellularsubstanz stets schwächer entwickelt. Auch die Elemente selbst sind etwas kleiner, als die des Hyalinknorpels der Nachbarschaft. Sie zeigen ausserdem vielfach längliche Form und stellen sich dann mit ihrer Längsaxe in die spätere Trennungsebene zwischen Rippe und Träger ein. Trotz dieser Eigenheiten des Grenzbezirkes müssen wir doch einen hyalinknorpeligen Zusammenhang von Rippe und Rippenträger feststellen.

Soweit wir bisher, im Anschluss an die Knickmeyer'sche Arbeit, die Entwickelung der Urodelenrippe kennen lernten, finden wir sie in Uebereinstimmung

---

*) Wenn wir später Rippenträger und Neuralbogen durch dünne Knochenlagen getrennt finden, so erklärt sich dies offenbar dadurch, dass schon vor dem Auftreten der Rippenträgeranlage Osteoblasten der Oberfläche des Neuralbogens anlagern. Die Fenster, die sich in der Knochenscheidewand finden, kommen entweder dadurch zu Stande, dass in ihrem Bereich von vornherein Knochengewebe nicht zur Ausbildung kam, oder dass Osteoblasten und dünne Knochenschichten durch die jungen Knorpelelemente zerstört wurden. Dass eine derartige Leistung jungen Knorpelzellen zugetraut werden kann zeigt die Erfahrung bei der Entstehung der chordalen Wirbel der Selachier. Hier wird die Elastica chordae (die primäre Chordascheide) von den Zellen der knorpeligen Bögen durchlöchert, sodass sie jenen den Eintritt in die Chordascheide gestattet.

mit der Entwickelung der Selachierrippe (14). Bei den Selachiern hängt die erste Anlage der Rippe vollständig zusammen mit der des Basalstumpfs (l. c. Taf. XIV. Fig. 8), genau wie bei Triton. Der ventrale Theil des Rippenträgers der Salamandrinen stellt ja den Rest des Basalstumpfes vor. Auch bei den Selachiern unterbleibt wie bei Triton eine Zeit lang die Ausbildung hyaliner Grundsubstanz an der späteren Abgliederungszone, nachdem sie schon in Basalstumpf und Rippe selbst eingetreten ist (14. Taf. XIV Fig. 11 und Taf. XVI Fig. 15) Erst später bildet sich auch hier homogene Knorpelgrundsubstanz aus (14. Taf. XVI Fig. 14 u. 16). Wir führten bei den Selachiern das zeitweilige Zurückbleiben des späteren Trennungsbezirkes in der Entwickelung auf dieselben Faktoren zurück, welche endlich die Abgliederung der Rippen bewirken, d. h. auf den Einfluss der Muskelbewegungen, die ja bereits beim Embryo ausgiebig stattfinden. Es ist verständlich, dass an der Stelle, an welcher die Rippe gegen den Basalstumpf bewegt wird, feste Grundsubstanz später auftritt, als in den übrigen Theilen der Anlage, und sich auch nicht zu einer Stärke ausbildet, die Bewegungen der Rippe hemmen könnte. Dieselbe Erklärung werden wir auch auf die entsprechende Erscheinung bei Triton anwenden. Wenn also KNICKMEYER, dessen Beobachtungen wir bisher folgen konnten, aus dem zeitweisen Fehlen hyaliner Grundsubstanz im Grenzbezirk zwischen Rippenträger und Rippe schliesst, dass beides streng gesonderte Bildungen sind, so müssen wir dem auf Grund der obigen Ausführung widersprechen. Ebenso wie die Selachierrippe ist die Rippe der Urodelen ein abgegliederter Theil des primitiven Basalstumpfes und gehört also auch genetisch zum unteren Bogensystem.

Wie entsteht nun die dorsale Rippenspange? Durch KNICKMEYER wissen wir, dass in den dorsalen Transversalsepten junger Tritonlarven eine Gewebsverdichtung sich findet, die Dreiecksgestalt besitzt. Eine Seite des Dreiecks wird von dem dorsalen Theil des Rippenträgers begrenzt, eine andere fällt mit dem unteren Rand des dorsalen Transversalseptums zusammen, in der dritten nach aussen und etwas dorsal gerichteten findet sich die Anlage der dorsalen Rippenspange. Wir untersuchen zuerst das zweite Rippenpaar einer 17 mm langen Larve von Triton alpestris (Fig. 9, Taf. II). Die Rippe selbst (*R*) ist hier bereits hyalin-knorpelig. Zwischen ihr und dem Knorpel des Rippenträgers besteht aber eine ziemlich breite Zone, in welcher hyaline Grundsubstanz noch fehlt. Auch der dorsale Theil des Rippenträgers ist noch im Stadium des Vorknorpels. Vom distalen Theil der Rippe aus geht nun ein kurzer Strang von dicht an einander gedrängten Zellen in das dorsale Transversalseptum hinein (*r*). Die Kerne desselben sind mehr oder weniger kugelig und unterscheiden sich dadurch von den länglichen Kernen der oben erwähnten dreieckigen Gewebsverdichtung, dessen lateralem Rand sie zugehören. Dieser Zellstrang bildet die Anlage der dorsalen Rippenspange. Er reicht etwa bis zur Mitte zwischen Rippe und Rippenträgerende empor. Obwohl hyaline Grundsubstanz noch in ihm fehlt, hängt er doch kontinuirlich mit der Rippe zusammen.

Die nächstalte untersuchte Larve von Triton alpestris, von 18 mm Länge, zeigt die dorsale Spange der zweiten Rippe schon bis zum Dorsalende des hier fertig

ausgebildeten Rippenträgers fortgesetzt und mit ihm in kontinuirlichem Zusammenhang. Sie war in ganzer Ausdehnung hyalinknorpelig. Wir sehen aber, dass in ihrem ventralen, von der Rippe ausgehenden Theil die Zellen grösser sind und eine grössere Menge hyaliner Grundsubstanz entwickelt haben als weiter dorsalwärts. Je mehr wir uns dem Rippenträger nähern, desto kleiner werden die Elemente und desto geringer die Masse der Grundsubstanz, die schliesslich eben erst in Spuren zu erkennen ist. Auch durch geringere Tingirbarkeit zeigt sie hier ihr jüngeres Alter an.

Bei älteren Larven fehlt der eben erwähnte Unterschied im Verhalten der Intercellularsubstanz der dorsalen Spange. Auch in dem oberen Theile derselben findet sich wohl ausgebildete Grundsubstanz. Die Zellen selbst sind aber in den oberen Theilen der Spange etwas kleiner als in den ventralen. Am kleinsten sind sie im Grenzbezirk gegen den dorsalen Theil des Rippenträgers. Hier ist auch die Grundsubstanz nur schwach entwickelt, ähnlich wie an der Grenze zwischen Rippenträger und Haupttheil der Rippe.

Wir sehen also, dass die dorsale Spange als ein kleiner Fortsatz der Rippe auftritt und erst später, sich dorsalwärts ausdehnend, den Rippenträger erreicht, dass ferner in gleicher Richtung auch die Ausbildung der vorknorpeligen Anlage in Hyalinknorpel vor sich geht, sodass die ventralen Theile den dorsalen in jeder Beziehung vorangehen. Wir erkennen damit, dass dem unmittelbaren Zusammenhange des Rippenträgers mit der dorsalen Rippenspange eine ganz andere Bedeutung zukommt, als seiner Kontinuität mit dem Haupttheil der Rippe. Der erstere ist sekundärer, die letztere primärer Natur*).

Knickmeyer beschreibt nun, dass das erste Auftreten hyaliner Grundsubstanz in der Anlage der dorsalen Spange getrennt erfolgt von dem Haupttheil der Rippe, wenn auch in dessen Nähe, und dass der kontinuirliche hyalin-knorpelige Zusammenhang beider erst später sich ausbildet. Die Richtigkeit der Einzelbeobachtungen, die jener Auffassung zu Grunde liegen, ist ohne Weiteres anzuerkennen. Im Laufe meiner Untersuchung fand ich, wie mitgetheilt, wiederholt die dorsale Spange getrennt von der Rippe. Dass aber dieser Zustand regelmässig auftritt und dem Zusammenhang beider Theile vorausgeht, muss ich auf Grund meiner Erfahrungen bestreiten. Sah Knickmeyer obere Spange und Rippenhaupttheil getrennt von einander, so handelte es sich um jene Fälle von Rückbildung, die im vorhergehenden Theil meiner Arbeit erörtert wurden. Fanden wir andererseits den Knorpel der oberen Rippenspange und des Haupttheils der Rippe zwar von einander gesondert, aber durch Knochengewebe zusammengehalten, so liegt hier jedenfalls eine theilweise Zerstörung und Ersetzung von Knorpelgewebe durch Knochen innerhalb einer ursprünglich einheitlichen Anlage vor.

Nach allem scheint mir also die Frage der Zweiköpfigkeit der Urodelenrippen endgültig dahin entschieden zu sein, dass die dorsale Spange auch phylogene-

*) Noch bei einem erwachsenen Triton alpestris fand ich die Rippe in kontinuirlichem Zusammenhang mit ihrem Träger. Die Verbindung vermittelte Knorpelgewebe, dessen Intercellularsubstanz nicht etwa einen fibrillären Zerfall aufwies. Aehnlich hing auch die dorsale Spange mit den Rippenträgern zusammen.

tisch einen einfachen Auswuchs der Rippe vorstellt, der im Dienst einer sekundären Befestigung derselben an der Wirbelsäule entstanden ist. Dass dieser Fortsatz auch seinerseits Vorsprünge und Ausläufer entsenden kann, wie oben geschildert wurde, kann diese Beurtheilung in keiner Weise stören*).

4.

Die Untersuchung der Fische ergab, dass hier das Vorkommen oberer Rippen bei gleichzeitigem Fehlen unterer Rippen sich dann findet, wenn die ventrale Muskulatur schwach, die dorsale stark entwickelt ist und in Folge dessen das Horizontalseptum tief steht (14). Es wird sich nun fragen, ob auch im Verhalten der Muskulatur ein direkter Anschluss der Urodelen an die Fische zu erkennen ist.

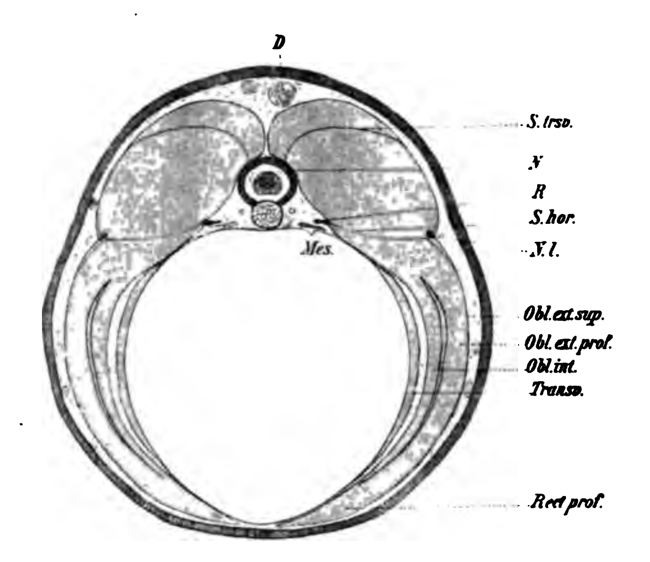


Fig. VII.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. Querschnitt durch den Anfang der hinteren Rumpfhälfte 18 : 1. *D* Drüsen. *Mes* Mesenterium. *Obl. ext. sup.* und *prof.* Musculus obliquus abdominis externus superficialis und profundus. *Obl. int.* Musculus obliquus abdominis internus. *Transv.* Musc. transversus abdominis. *Rect. prof.* Musc. rectus abdominis profundus.

Wir untersuchen an erster Stelle die Menobranchuslarve von 43 mm Länge und zwar zunächst einen Querschnitt durch den Hinterrumpf (Fig. VII), in welchen

*) Eine besondere Auffassung über die Zweiköpfigkeit der Amphibienrippen äusserte DOLLO (7). Die zweiköpfigen Amphibienrippen sind nach ihm entstanden durch Verbindung der unteren und oberen Fischrippen jederseits zu einem einheitlichen Skeletstück (citirt nach BAUR [1]). Der ventrale Gabelast würde also zur unteren, der dorsale zur oberen Rippe gehören. Der erstere liegt aber nun innerhalb der Muskulatur genau ebenso wie der proximale Theil der oberen Fischrippe, nämlich am Horizontalseptum. Der ihm entsprechende Theil der caudalen Rippen behält diese Lage bei und stimmt damit auch wieder mit der oberen Fischrippe überein. Es ist also nicht abzusehen, warum der ventrale Gabelast sammt seiner Fortsetzung in den Hauptheil der Rippe etwas anderes sein soll als eben ein Homologon der oberen Fischrippe. Dass in keiner Beziehung eine wesentliche Differenz zwischen beiden besteht, habe ich oben zeigen können. Dass endlich die dorsale Rippenspange der ventralen nicht gleichwerthig ist, sondern eine sekundäre Bildung vorstellt, hat sich eben noch ergeben. Damit ist, wie ich glaube, die DOLLO'sche Ansicht als irrig erwiesen.

gerade die medialen Enden der Rippen fallen. Wir finden den inneren Rand des Horizontalseptums (*S. hor.*) mit den Rippenanfängen (*R.*) in der Höhe der Unterfläche des Wirbelkörpers. Von hier zieht das Septum annähernd horizontal, nur ein wenig ventralwärts abfallend, nach aussen. Vor und hinter dem Basalstumpf tritt die Muskulatur dicht an den Wirbelkörper heran, während sie im Niveau des Basalstumpfs erst etwas lateral von jenem beginnt; gleichzeitig liegt hier ein grösserer Theil des Chordaquerschnitts im Bereich der ventralen Muskulatur als dort. Dies beruht zum Theil auf einer leichten Hebung des inneren Randes des Septums in den intervertebralen Partien, zum anderen Theil aber auf der hier eintretenden Vergrösserung des Wirbelkörperquerschnittes, die der Sanduhrform des Wirbels entspricht.

Die gleiche Differenz zwischen dem Verhalten der Muskulatur im Querschnittsniveau des Basalstumpfes und Rippenanfanges und den vor und hinter dasselbe fallenden Transversalebenen, ist auch im ganzen übrigen Körper anzutreffen.

Im Anfangstheil des Schwanzes finden wir das Horizontalseptum in derselben Lage, wie eben dargestellt wurde (vergl. 13, Fig. 4). In der vorderen Hälfte des Rumpfes tritt aber kopfwärts allmählich eine Aenderung ein. Einmal hebt sich der mediale Rand des Horizontalseptums um ein Geringes. Die Anfangsstücke der Rippen bekommen dadurch eine etwas höhere Lage. Dicht hinter dem Kopf liegen sie etwas über dem Niveau der Unterfläche des Wirbels. Verhältnissmässig noch deutlicher ist eine Hebung des lateralen Randes des Septum horizontale. Letzteres steigt hier nach aussen zu etwas an und zwar bis zur Höhe der dorsalen Theile des Wirbelkörpers. Gleichzeitig tritt eine Verschmälerung der Seitenmuskulatur und damit auch des Horizontalseptums ein.

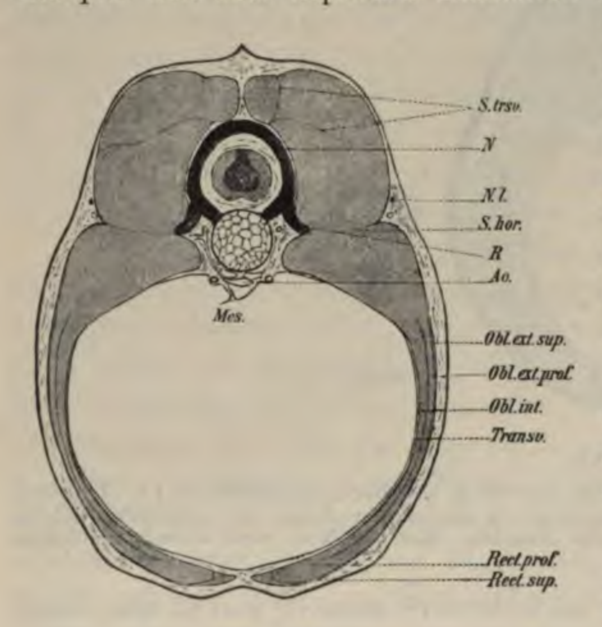


Fig. VIII.

Salamandra maculosa. Neugeborene Larve. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 30 : 1. *Rect. sup.* Musculus rectus abdominis superficialis. Sonstige Bezeichnungen s. Erkl. zu Fig. VII und pag. 434. Links ist die Verbindung der Aorta (*Ao*) mit der Arteria vertebralis collateralis dargestellt.

Bei den Salamandrinen finden wir das Septum horizontale in bedeutend höherer Lage als bei Menobranchus. Rabl (27) erwähnt die Hochstellung des Septums bereits und führt darauf auch die Befestigung der Rippen am oberen Bogen zurück (vergl. pag. 431 Anm.).

Im Rumpf einer jungen Larve von Salamandra maculosa (Fig. VIII) liegt das Horizontalseptum mit seinem medialen Rand etwas über dem Niveau des Chordaquerdurchmessers. Damit liegen die proximalen Rippenenden (*R.*) in der Höhe der dorsalen Hälfte des Chordaquerschnitts. Lateral steigt das Horizontalseptum (*S. hor.*) etwas dorsalwärts an. Während in der Querschnittsebene des Rippenanfanges die

Muskulatur etwas von der Wirbelsäule entfernt ist, tritt sie vor und hinter dieser Stelle unmittelbar an den Wirbelkörper heran, ohne dass jedoch der mediale Rand des Horizontalseptums hier eine höhere Stellung einnimmt. Das Gleiche wie am Rumpf findet sich auch am Schwanz. Der Innenrand des Horizontalseptums fällt hier annähernd in die Höhe des transversalen Chordadurchmessers.

Sehr ähnliche Verhältnisse wie Salamandra weist die Larve von Triton alpestris auf. Einen Fortschritt dagegen findet sich bei der Larve von Pleurodeles Waltlii (3,5 cm). Hier liegt nämlich der mediale Rand des Septum horizontale in der Höhe der Dorsalfläche der Wirbel, also ein erhebliches Stück weiter dorsal als bei den beiden vorher erwähnten Arten. Der laterale Rand des Septums dagegen nimmt eine etwas tiefere Lage ein; er liegt in der Höhe des Chordaquerdurchmessers.

Die Salamandrinenlarven stehen also im Verhalten ihrer Muskulatur weit ab von denjenigen Fischen, mit denen sie den Besitz oberer, das Fehlen unterer Rippen gemein haben. Dort findet sich Tiefstand, hier Hochstand des Horizontalseptums. Ersteres bedeutet Schwäche, letzteres Stärke der ventralen Muskulatur (vergl. 14). Beide Zustände sind aber mit einander verknüpft durch den Befund bei der Larve von Menobranchus. Hier können wir noch von einem Tiefstand des horizontalen Septums sprechen, der sich direkt anschliessen lässt an die Verhältnisse bei den in Betracht kommenden Fischen (vergl. 14 Fig. VII). Jedenfalls bietet uns Menobranchus also auch hierin primitivere Verhältnisse als Salamandra und Triton.

Die ventrale Lage des Septum horizontale bei Menobranchus äussert sich in der tiefen Stellung des Rippenanfanges. Dies bewirkt andererseits, dass sich hier in der Befestigungsweise der Rippe noch ursprüngliche Zustände erhalten haben, dass der alte Basalstumpf noch in ganzer Ausdehnung besteht. Auf der dorsalen Verschiebung des Septums und damit auch des proximalen Rippenendes beruht dagegen die besondere Ausbildung des Rippenträgers und die theilweise Einschmelzung des Basalstumpfes bei den Salamandrinen.

Wir haben nun aber auch bei Menobranchus nicht mehr ganz ursprüngliche Verhältnisse. Man kann sagen, dass auch hier schon die Dorsalverschiebung des Horizontalseptums begonnen hat. Sie äussert sich in geringem Maassstab in den vorderen Theilen des Rumpfes, aber auch in jedem Segment vor und hinter dem Querschnittsniveau des Rippenträgers und proximalen Rippenendes (s. o.). Es hat den Anschein, als wenn der Befestigungsapparat der Rippen der Verschiebung der Muskulatur ein Hinderniss bereite, das erst allmählich unter Veränderungen des Skelets überwunden werden konnte.

Nach allem besassen demnach, ebenso wie die nur mit oberen Rippen (resp. Seitengräten) ausgestatteten Fische, auch die Vorfahren der heutigen Urodelen ein tiefgelagertes Horizontalseptum, d. h. auch bei ihnen überwog für die Bewegungen des Axenskelets die dorsale Muskulatur den ventralen Theil derselben.

Wir schliessen hiermit die Untersuchung der Urodelenrippen ab. Es hat sich in jeder Beziehung der direkte Anschluss derselben an die Verhältnisse der oberen Fischrippen darthun lassen.

II. Gymnophionen.

Wir wenden uns jetzt den Rippen der Gymnophionen zu. Die Möglichkeit, auch diese in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, verdanke ich Herrn Professor Dr. RUDOLPH BURCKHARDT, der mir Theile von Larven von Ichthyophis glutinosus aus dem von P. und F. SARASIN gesammelten Material zur Verfügung stellte.

Es ist bekannt, dass die beiden Gabeläste der Rippen eines ausgebildeten Exemplares von Ichthyophis nicht an einem einheitlichen Rippenträger befestigt sind, wie bei den Urodelen, sondern sich zwei von einander getrennten Querfortsätzen anschliessen, die als ein oberer und unterer bezeichnet werden (WIEDERSHEIM 31.) Der Processus transversus superior trägt die dorsale Rippenspange und ist bei Ichthyophis auf einen schwachen Höcker an der Aussenseite des vorderen Gelenkfortsatzes reduzirt. Der letztere entspringt am cranialen Rand des tunnelartig langgezogenen, knöchernen Neuralbogens. Der Processus transversus inferior entspringt am gleichen Rand des Neuralbogens, aber an dessen Basis und gleichzeitig von dem benachbarten Stück des Wirbelkörpers selbst. Er zieht vorwärts und etwas ventral und bildet mit seinem Gegenstück eine Gabel, welche den caudalen Theil des nächstvorderen Wirbels von hinten her umfasst. Seine Aussenseite trägt eine kleine mit Knorpel überzogene Erhebung zur Befestigung der unteren Rippenspange *).

Die Untersuchung einer jungen Larve, bei der die Knochenbildung eben erst eingesetzt hat, giebt uns Aufschluss über die primordiale Anlage dieser Theile**). Betrachten wir ein Plattenmodell eines vorderen Rumpfwirbels, wie es Fig. 11 Taf. II darstellt, so fällt in erster Linie die Schmalheit des knorpeligen Neuralbogens auf (*N*). Genau wie bei den Urodelen kommt die langgestreckte Form des oberen Bogens im fertigen Zustand erst durch ausgedehnten Knochenansatz an die knorpelige Anlage zu Stande. Die letztere trägt ein Paar vorderer und ein Paar hinterer Gelenkfortsätze (*Prc. art a.* und *p.*)

Den Processus transversus inferior des ausgebildeten Wirbels erkennen wir ohne Schwierigkeit wieder in einem langen rundlichen Knorpelstab (*B*), der von

---

*) Die Ansatzstelle der unteren Rippenspange erscheint bei manchen Gymnophionen als ein Höcker an der Aussenseite des oben beschriebenen nach vorn gerichteten Fortsatzes. In einer genauen Beschreibung der Gymnophionenwirbel, die K. PETER gab (26), werden daraufhin diese kleinen Höcker als die Processus transversi inferiores bezeichnet, während die vorderen Fortsätze selbst als Processus inferiores anteriores unterschieden werden. Die Untersuchung von Larven zeigt jedoch, dass die Anlage beider Theile ein einheitlicher, einfacher Knorpelstab ist (Fig. 11 *B*). Man thut daher besser, die oben im Text gebrauchte Bezeichnungsweise beizubehalten.

**) Da mir nur Theile von Larven vorlagen, kann ich die Länge der untersuchten Exemplare nicht angeben.

den unteren Theilen des Neuralbogens entspringt und von hier vorwärts und etwas nach aussen zieht. Gleichzeitig senkt er sich mit seinem vorderen Ende etwas nach der Ventralseite zu. Der untere Querfortsatz steht mit dem Neuralbogen in kontinuirlichem Zusammenhang. Mit dem Wirbelkörper hat er keine Verbindung. Erst in späteren Stadien der Entwickelung bringt ihn Knochengewebe auch mit dem Wirbelkörper in Zusammenhang. In der Nähe seines cranialen Endes entspringt von ihm die Rippe (*R*). Beide Theile hängen direkt mit einander zusammen. Eine Zone mit schwach entwickelter Intercellularsubstanz lässt sie jedoch gegen einander abgrenzen. Die Rippe zieht, mit dem Querfortsatz einen spitzen Winkel bildend, caudal- und etwas lateralwärts, dabei dorsal ansteigend, und endet etwa in der Querschnittsebene des freien Endes des Processus articularis posterior. Etwas hinter der Mitte ihrer Länge verbindet sie sich mit der dorsalen Rippenspange (*r*), die von der Aussenseite des vorderen Gelenkfortsatzes jeder Seite ausgeht und von hier caudalwärts und etwas nach aussen verlaufend auf den Haupttheil der Rippe zustrebt. Von einem deutlichen Processus transversus superior ist hier nichts zu bemerken. Auch das Knorpelgewebe der oberen Spange und des Gelenkfortsatzes hängen kontinuirlich zusammen. Abgeplattete Knorpelelemente bilden jedoch durch flächenhafte Einstellung eine Grenzschicht zwischen beiden Theilen.

Verfolgen wir das Verhalten der oberen Rippenspange in den hinteren Theilen des Körpers, so finden wir, dass ihr Ursprung den Processus articularis verlässt und allmählich auf die Aussenseite des Neuralbogens selbst übergeht. In den Segmenten unmittelbar vor dem After entspringt sie hier ein erhebliches Stück ventral vom vorderen Gelenkfortsatz. Auch dann besteht noch Kontinuität zwischen ihr und dem Neuralbogen. An dem im Bereich des hintersten Theiles des Afters gelegenen Wirbel lehnt sie sich aber mit ihrem dorsalen Ende nur an die Knochenschale des Neuralbogens an, während sie mit der Rippe selbst in Kontinuität bleibt. Am folgenden Wirbel erreicht sie auf einer Seite den Neuralbogen nicht mehr. Noch weiter nach hinten, an den letzten Rippen fehlt sie gänzlich. Es braucht kaum besonders betont zu werden, dass die dorsale Spange ebenso beurtheilt werden muss wie der homologe Theil der Urodelen, d. h. als ein sekundärer Auswuchs der Rippe.

Während wir bei den Urodelen einen verhältnissmässig komplizirten Apparat antrafen, der beiden Gabelästen des proximalen Rippenendes zur Befestigung dient, finden wir also bei Ichthyophis einen einfachen Fortsatz des Neuralbogens (Processus transversus inferior), der den Haupttheil der Rippe trägt, während die obere Rippenspange am Processus articularis anterior oder am oberen Bogen selbst angeheftet ist. Für die Deutung des unteren Querfortsatzes liegen verschiedene Möglichkeiten vor: Entweder ist er ein direkter Auswuchs des Neuralbogens, oder er ist ein dorsal verschobener Basalstumpf, oder er ist dem ventralen Theil des knorpeligen Rippenträgers von Triton homolog (vergl. Fig. V pag. 408 [16]).

Zur Entscheidung der Frage prüfen wir zunächst das Verhalten des Processus transversus inferior zur Arteria vertebralis collateralis, die auch bei Ichthyophis in longitudinalem Verlauf jederseits die Wirbelsäule begleitet. Die Arterie zieht nun

über die Dorsalseite des Querfortsatzes hinweg. Damit ist erwiesen, dass der letztere nicht einfach mit dem knorpeligen Rippenträger von Triton homolog sein kann, denn zu jenem liegt die Vertebralarterie in ventraler Lagerung. Andererseits liegt aber der Processus transversus inferior genau ebenso zur Arterie, wie der Basalstumpf von Menobranchus (vergl. Fig. I pag. 399 [7]).

Beim Verfolg des Verhaltens des unteren Querfortsatzes nach dem Schwanz zu finden sich auch hinter dem After bei der Larve, im Gegensatz zum fertigen Thier (vergl. Peter [26]), eine Reihe gut ausgebildeter Wirbel vor. In der Gegend des Afters werden zunächst die unteren Querfortsätze etwas kürzer. Am ersten Wirbel hinter dem After, den wir als ersten Schwanzwirbel bezeichnen können, rückt der Ursprung des Querfortsatzes auf die Aussenseite der Chorda selbst. Er hängt aber mit der Neuralbogenbasis noch unmittelbar zusammen. Gleichzeitig reicht die Spitze des cranialwärts laufenden Fortsatzes weiter ventral als vorn und zieht gleichzeitig etwas medianwärts.

Am folgenden Wirbel (Fig. IX) ist aus den Querfortsätzen unzweideutig ein Hämalbogen (*H*) geworden, wenn auch hier wie an den folgenden Wirbeln ein ventraler Schluss desselben nicht zu Stande kommt. Ein ganz gleiches Verhalten zeigen übrigens auch die Hämalbögen der Schwanzwurzel von Selachiern. Die Basis jeder Hämalbogenhälfte trägt noch an ihrer Aussenseite ein kurzes Rippenrudiment (*R*). Auch hierin erkennen wir eine Uebereinstimmung mit den Selachiern (vergl. 14, Fig. 17 Taf. XV). Am dritten Schwanzwirbel hängen Hämal- und Neuralbogen nur noch durch eine schmale Knorpelbrücke mit einander zusammen. Am vierten Schwanzwirbel sind beide ganz von einander gesondert. Der Hämalbogen liegt dabei cranial vom zugehörigen Neuralbogen, also ähnlich, wie bei den Reptilien. Gleichzeitig finden wir hier das letzte Rippenrudiment als ein kleines Knorpelstück der Aussenseite des Hämalbogens in der Nähe seiner Basis angeschlossen.

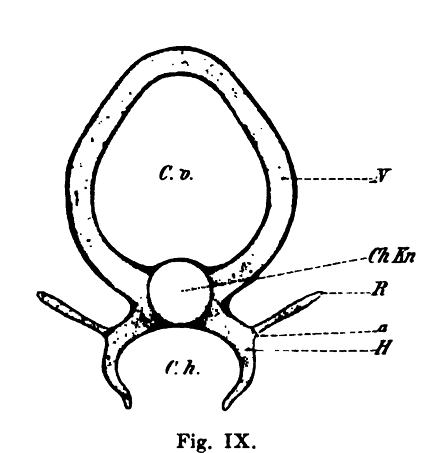


Fig. IX.

Ichthyophis glutinosus. Aeltere Larve. Zweiter Wirbel hinter dem After. Flächenprojektion 100 : 1. *Ch-Kn* Chordaknorpel. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 434 (42).

Damit ist der Uebergang des Processus transversus inferior in die Hämalbögen des Schwanzes nachgewiesen. Es kann also nicht mehr daran gezweifelt werden, dass in ihm ein Homologon des Basalstumpfs der Fische vorliegt. Er hat hier seine ursprüngliche Selbstständigkeit aufgegeben und ist auf die Basis des Neuralbogens emporgerückt.

Eigenthümlich sind der cranialwärts gerichtete Verlauf des Basalstumpfs von Ichthyophis und die dadurch bedingte Winkelbildung mit der Rippe (Fig. 11). Untersuchen wir nun aber die Muskulatur, so sehen wir, dass in der Höhe der Wirbelsäule jedes transversale Myoseptum des Rumpfes eine knieartige Einbiegung besitzt, deren Winkel sich caudalwärts öffnet. In dem medialen, von der Wirbel-

säule ausgehenden und cranial- und lateralwärts gerichteten Schenkel dieses Winkels liegt der Basalstumpf und zeigt infolge dessen auch die eben bezeichnete Orientirung. Seine Verbindung mit der Rippe findet sich gerade an der Umbiegungsstelle des Septums. Die Rippe selbst liegt im lateralen Schenkel des vom Septum gebildeten Knies und zieht demgemäss caudal- und lateralwärts. Die auffallende Verlaufsrichtung des Basalstumpfs findet also offenbar in dem Verhalten der Muskulatur ihre Erklärung.

Dass auch die Rippe von Ichthyophis im horizontalen Myoseptum liegt, ist in den Segmenten des Hinterrumpfs und des vorderen Schwanztheils unzweifelhaft festzustellen. Hier ist das Horizontalseptum als ein breiter Bindegewebszug ausgebildet. Weiter vorn schliesst sich der obere Theil der ventralen Muskulatur so innig an die dorsale Muskulatur an, dass eine Grenze zwischen beiden nicht nachweisbar ist. Auch hier liegen die Rippen aber dort, wo die Grenze, also das Horizontalseptum, gesucht werden musste*).

III. Anuren.

An dritter und letzter Stelle wollen wir die Anuren in den Kreis unserer Betrachtung ziehen. Die thatsächlichen Verhältnisse sind, soweit sie für uns von Interesse sind, genügend bekannt (vergl. A. GOETTE [15]). Die stark entwickelten

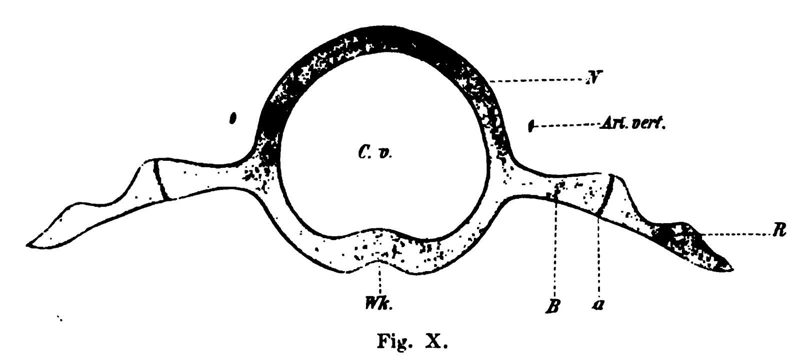


Fig. X.

Bombinator igneus. Junges Thier unmittelbar nach Beendigung der Metamorphose. Dritter Rumpfwirbel. Flächenprojektion 35 : 1. Bezeichnungen s. pag. 434 (42).

Querfortsätze der Rumpfwirbel des fertigen Thiers zeigen sich in knorpeligem Zustand (Fig. X) aus zwei Theilen zusammengesetzt, einem inneren, am Neuralbogen entspringenden Wurzelstück (*B.*) und einem Aussenglied, dem Aequivalent einer Rippe

*) Bei der grossen Komplikation der Seitenrumpfmuskulatur, namentlich auch ihrer ventralen Hälfte, muss man sich hüten, eine der letztere durchziehenden Scheidewände für das Horizontalseptum anzusehen und dasselbe demgemäss zu weit ventral zu suchen.

(*R.*). Durch den Mangel einer dorsalen Spange unterscheidet sich letztere von der Rippe der Urodelen und Gymnophionen. Das Knorpelgewebe der Rippe und des Wurzelstücks oder, wie wir besser sagen, des Rippenträgers, hängen kontinuirlich zusammen. An beider Grenze ist aber, wie bereits Goette zeigte, in einer schmalen Zone (*q.*) die Knorpelgrundsubstanz durch stärkere Tingirbarkeit vor der Nachbarschaft ausgezeichnet. Im Bereich dieser nach aussen etwas gewölbten Grenzschichte ist ferner die Intercellularsubstanz nur schwach entwickelt; die Knorpelzellen sind verhältnissmässig klein und vielfach im Sinne der Zwischenzone abgeplattet. Auffallend ist ferner, wie gleichfalls Goette bereits beschrieb, dass die Verbindungsstelle von Rippe und Rippenträger von dem Knochenbelag frei bleibt, der im Uebrigen jene Theile überzieht. Die Rippe ist also offenbar gegen den Rippenträger noch beweglich. In ganz ähnlicher Weise, wie hier fanden wir auch die Verbindung zwischen Rippe und Rippenträger bei den Larven der Urodelen, bei Ichthyophis und auch bei den älteren Embryonen der Selachier (14).

Wenn nun bei den Anuren mit dem Fortschreiten der Verknöcherung Rippenträger und Rippe zu dem einheitlichen Querfortsatz des Neuralbogens verschmelzen, so steht das offenbar in Zusammenhang mit der Art der Ortsbewegung beim fertigen Thier. Sie erfolgt ausschliesslich durch Vermittelung der Extremitäten, nicht mehr wie bei der Larve durch schlängelnde Bewegungen des Körpers. Gerade bei den letzteren, durch die Seitenmuskulatur erzeugten Bewegungen ändert sich aber dauernd die Stellung der Rippe zu ihrem Träger. Die Abgliederung der Rippe ist die Folge hiervon. Hört diese Bewegungsform auf, wie eben bei der Metamorphose der Anuren, so fällt der Grund für die Beweglichkeit der Rippe fort und die Rippe verschmilzt mit ihrem Träger*).

Wenn wir uns jetzt fragen, wie der Rippenträger zu beurtheilen ist, so liegen auch hier wie bei Ichthyophis von vornherein drei Möglichkeiten vor. Die eine derselben, den Träger als einen einfachen Auswuchs des oberen Bogens anzusehen, wird nach unseren bisherigen Erfahrungen bei Fischen und Amphibien von vornherein verworfen werden müssen. Stets fand sich ja die Rippe in Zusammenhang mit dem primitiven Basalstumpf oder wenigstens mit einem Theil desselben. Ernsthaft wird aber erwogen werden müssen, ob der Rippenträger den Basalstumpf selbst vorstellt, der wie bei Ichthyophis auf den Neuralbogen übergegangen ist, oder ob er dem ventralen Theil des knorpeligen Rippenträgers der Salamandrinen homolog ist (vergl. Fig. V pag. 408 [16]). Ein wesentliches Kriterium zur Lösung der Frage fehlt uns bei den Anuren. Die Beziehung des Rippenträgers zu den caudalen Hämalbögen kann bei dem Fehlen der letzteren nicht zur Beurtheilung herangezogen werden. Ob wenigstens das Bestehen eines der Arteria vertebralis collateralis homologen Gefässes die Entscheidung ermöglicht, soll jetzt untersucht werden.

*) Auch in der Reihe der Amnioten verliert die Seitenmuskulatur allmählich die lokomotorische Bedeutung, die ihr bei den Fischen, auch bei Urodelen zukommt. Wenn dann doch die Rippen beweglich mit der Wirbelsäule verbunden sind, so steht dies im Dienste der erst von den höheren Formen erworbenen Art der Inspiration unter Erweiterung des Thorax, die ja doch zum grossen Theil durch Hebung der Rippen erfolgt.

Wohl bei allen Anuren geht, wie bekannt, von jeder der beiden Aortenwurzeln, dort, wo sie die dorsale Rumpfwand erreicht, um caudalwärts weiter zu ziehen, ein als Arteria occipito-vertebralis bezeichneter Ast ab (ECKER [8]). Er entspringt gemeinsam mit der Arteria subclavia derselben Seite oder auch oberhalb derselben (Bufo vulgaris). Die Arterie zieht zur Seite des Atlas zwischen Schädel und Querfortsatz des zweiten Halswirbels dorsalwärts und theilt sich, bedeckt von dem als Longissimus dorsi bezeichneten Muskel, in zwei Endäste. Während der eine als Arteria occipitalis sich am Kopf verbreitet, läuft der andere, die Arteria vertebralis, unter den langen Rückenmuskeln längs der ganzen Wirbelsäule caudalwärts. Sie zieht dicht neben den Gelenkfortsätzen der oberen Bogen vorbei und liegt hier dorsal von den Wurzelstücken der Querfortsätze. Die Arteria vertebralis versorgt die Rückenmuskeln (Rami dorsalis), schickt Aeste in den Vertebralkanal (R. spinales) und in die Interkostalräume, sowie zur Bauchwand (R. intercostalis).

Es fragt sich jetzt, ob die Art. vertebralis der Art. vertebralis collateralis der Urodelen homolog ist. Folgen wir der Darstellung HYRTL's (21) für Cryptobranchus, so sehen wir die fragliche Arterie jederseits von der Aortenwurzel, dicht vor deren Vereinigung mit der anderseitigen, abgehen. Im Ort ihres Ursprunges stimmt sie im Wesentlichen mit der Art. occipito-vertebralis der Anuren überein. Sie entspringt unterhalb der Carotis und oberhalb der Subclavia. Letzteres fand sich ja auch bei Bufo vor. Ebenso wie die Art. occipito-vertebralis zieht die Vertebralarterie bei Cryptobranchus seitlich vom Atlas dorsalwärts und wendet sich dann zur Seite der Wirbelsäule, wie die Art. vertebralis der Anuren, caudalwärts, um in der oben schon vielfach erwähnten Weise die Querfortsatzwurzeln zu durchsetzen. Die gleichen Verhältnisse zeigen auch die übrigen Urodelen. Die Art. vertebralis coll. versorgt die ganze Nachbarschaft, die Wirbelsäule, den Inhalt des Vertebralkanals, die Muskulatur, gleicht also auch darin der Vertebralarterie der Anuren. Nun steht aber ferner die Art. vertebralis bei Proteus und Siren durch Vermittelung der Interkostalarterien in jedem Segment mit der Aorta in Verbindung und bekommt also auf ihrem Verlauf dauernd Zuschuss (HYRTL). Die Art. vertebralis collateralis bildet ein Sammelgefäss, augenscheinlich entstanden aus den Anastomosen der Interkostalarterien. Diese Verbindungen mit der Aorta sind bei Cryptobranchus und Menopoma auf einige wenige Segmente beschränkt; dasselbe zeigen auch die Larven von Salamandra und Triton (vergl. Fig. VIII pag. 422 [30] links). Bei ausgebildeten Exemplaren der Salamandrinen fehlen sie aber ganz (HYRTL). In der Reihe der Urodelen sehen wir also die segmentalen Verbindungen der Aorta mit der Vertebralarterie allmählich schwinden, sodass schliesslich deren Ursprung auf die Aortenwurzel beschränkt wird. Dann zeigt aber die Art. vertebralis collateralis völlige Uebereinstimmung mit der Art. vertebralis der Anuren. An der Homologie der genannten Arterien kann also nicht gezweifelt werden.

Kehren wir jetzt wieder zum Ausgangspunkt der letzten Abschweifung zurück, so sehen wir den Rippenträger der Anuren in derselben Lage zur Art. vertebralis. wie den Basalstumpf von Menobranchus und Ichthyophis zu dem gleichen Gefäss, d. h.

ventral von ihm. Daraus erhellt, dass der Rippenträger der Anuren ein Basalstumpf ist, der nur dorsal verschoben, nur dadurch in Verbindung mit dem oberen Bogen getreten ist.

Der Zusammenhang dieser Verschiebung mit dem Verhalten der Muskulatur ist leicht zu erkennen. Das horizontale Septum, dessen Dorsalseite der Querfortsatz angeschlossen ist, liegt hoch über dem Niveau des Wirbelkörpers.

Schlussbetrachtung.

Wenn wir uns beim Beginn dieser Untersuchung die Aufgabe gestellt hatten, zu untersuchen, wie sich die Rippen der Amphibien zu denen der Fische verhalten, so können wir jetzt die Aufgabe wohl als gelöst betrachten. Es hat sich gezeigt, dass die wesentlichsten Besonderheiten der Amphibienrippen sich zwanglos ableiten lassen von den einfachen Verhältnissen der oberen Fischrippen.

Zunächst ergab sich, dass auch die Rippen der Amphibien, wie die Fischrippen, sich überall mit Basalstümpfen oder doch wenigstens mit Resten von solchen verbinden, dass ferner diese Basalstümpfe, ganz wie bei den Fischen, ursprünglich der Ventralseite des Wirbels resp. der Chorda dorsalis ansitzen und am Schwanz in die Hämalbögen übergehen. Von diesem Urzustand aus wurden nun zwei verschiedene Entwickelungsrichtungen eingeschlagen. Bei Ichthyophis, also wohl allgemein bei den Gymnophionen (Fig. 11 Taf. II), ebenso bei den Anuren (Fig. X) verlagerten die knorpeligen Basalstümpfe im Rumpf ihren Ursprung von der Oberfläche der Chorda auf die Aussenfläche der Neuralbögen. Bei den Gymnophionen nannte man sie: Processus transversi inferiores (31), bei den Anuren: Wurzelstück des Querfortsatzes (15). Es ist wohl anzunehmen, dass beide Ordnungen ähnliche Zustände unabhängig von einander erwarben. Bei den Anuren steht die Wanderung des Basalstumpfursprungs in augenscheinlichem Zusammenhang mit dem Hochstand des Septum horizontale. Bei der Komplikation der Rumpfmuskulatur von Ichthyophis konnte ich eine entsprechende Uebereinstimmung nicht feststellen.

Bei den Urodelen auf der anderen Seite bleibt der Basalstumpf zunächst dem Wirbelkörper selbst angeschlossen. Er entwickelt aber etwa in der Mitte seiner Länge einen Fortsatz, der zur Aussenseite des Neuralbogens emporsteigt und an ihr eine Strecke weit dorsalwärts zieht. Zwischen diesem und dem Knorpel des oberen Bogens bleibt der Knochenüberzug des letzteren zunächst zum grössten Theil wenigstens als eine trennende Wand bestehen. Der Basalstumpf und sein sekundärer Fortsatz bilden die knorpelige Anlage des Querfortsatzes oder Rippenträgers von Menobranchus (Fig. I). Bei den Salamandrinen wird nun der sekundäre Theil des Rippenträgers Housetheil der ganzen Bildung, während er gleichzeitig immer mehr

und mehr mit dem Knorpelgewebe des Neuralbogens in kontinuirliche Verbindung tritt. Der proximale Theil des knorpeligen Basalstumpfes kommt dabei bis auf seltene Ausnahmen nicht mehr zur Entwickelung. Seine Stelle vertritt eine Knochenspange. Der distale Theil des alten Basalstumpfes, der den Hauptheil der Rippe trägt, verkürzt sich und ist nicht mehr ohne Weiteres als ein besonderer Bestandtheil des Rippenträgers erkennbar. Der ganze knorpelige Rippenträger macht nunmehr den Eindruck einer Bildung des oberen Bogens, während er thatsächlich ein Produkt des unteren Bogensystems darstellt (Fig. IV und V).

Diese Veränderungen gehen Hand in Hand mit einer dorsalen Verschiebung des Rippenanfanges und sind zurückzuführen auf eine innerhalb der Urodelen nachweisbare dorsale Verlagerung des horizontalen Myoseptums*). Auch in letzterer Beziehung zeigt Menobranchus noch die primitivsten Verhältnisse. Im Tiefstand seines Horizontalseptums gleicht er den nur mit oberen Rippen ausgestatteten Fischen (Fig. VII und VIII).

Bei keinem der heutigen Amphibien finden wir also ganz ursprüngliche Verhältnisse der Rippenbefestigung. Es ist aber noch möglich ohne sonderliche Schwierigkeit einen Urzustand zu rekonstruiren, der allen drei lebenden Amphibienordnungen gemeinsam ist und gleichzeitig bei den Fischen noch jetzt besteht.

Es schien nun nicht aussichtslos, einmal unter den als Stegocephalen zusammengefassten fossilen Amphibien nach jenem Urzustand zu suchen. Wie aus dem Stegocephalenwerk von A. FRITSCH (10) hervorgeht, findet er sich in der That bei zwei sonst sehr verschiedenen Formen. Bei Microbrachis mollis Fr. (l. c. Bd. I. 4. Hft. pag. 180) befestigt sich die Rippe an einer deutlich abgesetzten Stelle des Wirbelkörpers, die wohl ohne Zweifel einen kurzen Basalstumpf repräsentirt. Noch klarer liegen die Verhältnisse bei Diplovertebron punctatum Fr., wo wir einen starken ventral- und caudalwärts gerichteten Fortsatz am vorderen der beiden zu einem Segment gehörigen Wirbelkörper als Rippenträger finden (Bd. II. 1. Hft. Taf. 50 Fig. 14). Hier ist ganz sicher der Basalstumpf in seiner primitiven Lage noch vorhanden. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass ich dabei den beiden genannten Stegocephalen keine direkten phylogenetischen Beziehungen zu den heut lebenden Ueberresten der Amphibien zusprechen will.

Was nun die Rippe selbst anlangt, so findet sie sich ebenso wie die obere Fischrippe dem Horizontalseptum der Seitenmuskulatur angeschlossen. Vielfach aber

*) Die Verlagerung der Rippen stellt nach dem Obigen einen viel verwickelteren Vorgang dar, als es nach RABL's „Theorie des Mesoderms" den Anschein hat (27). RABL's Darstellung erweckt die Vorstellung, dass eine dorsale Verschiebung des Horizontalseptums einfach ein Ueberwandern des Rippenursprunges von den Basalstümpfen auf den Neuralbogen zur Folge haben müsse. RABL geht dabei von der, wie ich denke, irrigen Ansicht aus, dass Rippen und Basalstumpf genetisch nichts mit einander zu thun haben, dass die Rippe eine selbstständige Bildung des Gewebes der Myosepten wäre.

Thatsächlich verlässt aber das proximale Rippenende bei den Amphibien den Basalstumpf niemals, ebenso wenig, wie bei den Fischen. Auch hierin spricht sich die enge Zusammengehörigkeit beider Theile aus, die ja die Ontogenese unzweideutig erkennen lässt. Diese Untrennbarkeit der Rippe von ihrem Mutterboden, dem Basalstumpf, komplizirt erheblich den Process ihrer Verschiebung, der selbst aber wie RABL bereits zeigte, eine Folge der Verlagerung des horizontalen Myoseptums ist.

tritt ihr distales Ende ein erhebliches Stück ventralwärts unter das Niveau des horizontalen Septums. Damit ergeben sich Uebereinstimmungen mit der Amniotenrippe, die reifenartig die Thoraxwand umspannt. Dieses Eindringen des Rippenendes in die ventrale Rumpfmuskulatur ist aber andererseits in den ersten Anfängen bereits bei der oberen Fischrippe zu beobachten (Squaliden, Calamoichthys [14]). Selbst die terminale Gabelung der Amphibienrippe ist schon von Fischen erworben worden. Das zeigt sich noch an den Rudimenten von oberen Rippen, den Cartilagines intermusculares der Clupeiden (14). Wenn wir nun bei Urodelen und Gymnophionen auch das proximale Rippenende sich gabeln sehen, so ergiebt sich, dass die dorsale Spange desselben einen sekundären Auswuchs des Haupttheils der Rippe darstellt, welch' letzterem die ventrale Rippenspange zugehört. Die dorsale Spange ist ein verlängertes Tuberculum, das im Dienst einer ausgiebigeren Befestigung der Rippe steht. Ihre sekundäre Bedeutung äussert sich auch in der Verschiedenheit ihrer proximalen Verbindungsstelle. Sie heftet sich bei den Urodelen an verschiedene Theile des Rippenträgers, bei Ichthyophis an verschiedene Stellen des oberen Bogens selbst.

Ferner hat sich auch durch die Untersuchung der Amphibien, besonders der Urodelen, der genetische Zusammenhang von Rippe und Basalstumpf feststellen lassen, welchen die Entwickelungsgeschichte bei den Fischen zeigt. Die Rippen sind nicht selbstständige Bildungen, die erst sekundär mit Theilen der Wirbelsäule in Verbindung treten, sondern Abgliederungen der Basalstümpfe. Endlich haben sich wenigstens bei den Urodelen Gründe dafür ergeben, dass ihre Rippen rückgebildete Theile darstellen, die früher grössere Länge besassen als jetzt. Das Gleiche gilt auch für die Anuren.

Wenn ich den vorliegenden Beitrag dieser Festschrift übergebe, so hoffe ich damit, Herrn Geheimrath GEGENBAUR, ein Zeichen meiner aufrichtigen Dankbarkeit geben zu können. Ihm verdanke ich nicht nur die Anregung zu den Untersuchungen, denen auch diese Arbeit zugehört, sondern ganz allgemein die Einführung in das weite Gebiet morphologischer Forschung. Möge meine Arbeit des Lehrers nicht unwerth erscheinen.

Heidelberg, den 4. November 1895.

Litteratur-Verzeichniss.

(Vergl. das Litteraturverzeichniss in 14.)

1. G. BAUR, Ueber Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anat. Anz. Bd. IX, No. 4. Jena 1894.
2. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. VI. Bd. 2. Abth. herausgegeb. von C. K. HOFFMANN. Leipzig, Heidelberg 1873—1878.
3. C. BRUCH, Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Ueber eigenthümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XI. Heft 2. Leipzig 1862.
4. C. CLAUS, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitzungsbericht d. kais. Akad. d. Wiss. Mathem.-naturw. Klasse. LXXIV. Bd. 1876. 1. Abth. Wien 1876.
5. M. DAVIDOFF, Ueber die Varietäten des Plexus lumbo-sacralis von Salamandra maculosa. Morphol. Jahrb. Bd. 9. Leipzig 1884.
6. L. DOLLO, Sur la morphologie des côtes. Bulletin scientif. de la France et de la Belgique. T. XXIV. Paris 1892.
7. L. DOLLO, Sur la morphologie de la colonne vertébrale. Ibidem T. XXV. Paris 1893.
8. A. ECKER, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864.
9. A. EUG. FICK, Zur Entwickelungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1879. Anatom. Abth. Leipzig 1879.
10. A. FRITSCH, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. I. Prag 1883. Bd. II. 1885.
11. C. GEGENBAUR, Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift Bd. III. Jena 1867.
12. C. GEGENBAUR, Einige Bemerkungen zu GOETTE's „Entwickelungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere". Morphol. Jahrb. Bd. I. 2. Hft. Leipzig 1876.
13. E. GÖPPERT, Zur Kenntniss der Amphibienrippen. Vorl. Mittheil. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXII. 3. Hft. Leipzig 1895.
14. E. GÖPPERT, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 2. Hft. Leipzig 1895.
15. A. GOETTE, Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.
16. A. GOETTE, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. Bonn 1877.
17. A. GOETTE, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15 und 16. Bonn 1878 und 1879.
18. C. HASSE und G. BORN, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. II. Jahrg. 1879. No. 21. Leipzig 1879.
19. B. HATSCHEK, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft auf der III. Vers. in Berlin, 10.—12. Oktober 1889. Herausgegeben von K. BARDELEBEN. Jena 1889.
20. C. K. HOFFMANN, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. IV. Leyden-Leipzig 1877—1878.
21. J. HYRTL, Cryptobranchus Japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
22. C. KNICKMEYER, Ueber die Entwickelung der Rippen, Querfortsätze und unteren Bogen bei Triton taeniatus. Inaug.-Diss. (philos. Fakultät) München 1891.
23. G. MIVART, On the axial skeleton of the Urodela. Proceedings of the Zoolog. Soc. of London for the year 1870. London.

24. F. MAURER, Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln den Selachier und Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. Leipzig 1892.
25. R. OWEN, On the anatomy of vertebrates. Vol. I. London 1866.
26. K. PETER, Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Inaug.-Diss. (medizin. Fak.). Freiburg 1894.
27. C. RABL, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1. Heft. Leipzig 1892.
28. G. RUGE, Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbein und an der Sterno-clavicularverbindung der Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. VI. Leipzig 1880.
29. C. SCHEEL, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XX. Heft 1. Leipzig 1893.
30. STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Berlin 1854.
31. R. WIEDERSHEIM, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
32. R. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1886.
33. R. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.
34. R. WIEDERSHEIM, Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892.

Tafel-Erklärung.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen (auch für die Textfiguren geltend).

a Verbindung zwischen Rippe und Rippenträger.
a' Verbindung der dorsalen Rippenspange mit dem Rippenträger.
Ao. Aorta.
Art. vert. Arteria vertebralis.
B. Basalstumpf.
b. Dorsaler Fortsatz des Basalstumpfes.
β. Knochenspange an Stelle des proximalen Theiles des Basalstumpfes.
Ch. Chorda dorsalis.
C. h. Hämalkanal.
C. v. Neuralkanal.
H. Hämalbogen.
K. Knochengewebe.
M. Rückenmark.
N. Neuralbogen.
N. l. Ramus lateralis nervi vagi.
R. Rippe
r. Dorsale Rippenspange.
R-T. Rippenträger
S. trsv. Transversales Myoseptum.
S. hor. Horizontales Myoseptum.
Wk. Wirbelkörper.

In allen Figuren, auch in den Textabbildungen ist das Knochengewebe durch dunklere Tönung von dem Knorpelgewebe unterschieden.

Tafel I.

Fig. 1. **Menobranchus lateralis.** Larve 22 mm. Hinterer Rumpfwirbel. Querschnitt 115 : 1. Anlage des dorsalen Fortsatzes des Basalstumpfes (*B*) noch nicht hyalin-knorpelig (*b*).

Fig. 2. **Menobranchus lateralis.** Larve 43 mm. Dritter Schwanzwirbel. Querschnitt 100 : 1. Der ventrale Schluss des Hämalbogens (*H*) fällt in die folgenden Schnitte der Serie. *B''* seitlicher Fortsatz des Hämalbogens, entspricht den lateralen Theilen der Basalstümpfe der Rumpfwirbel. Sein freies Ende trägt an den vorderen Schwanzwirbeln das Rippenrudiment. *L* Band zwischen *B''* und dem Neuralbogen (*N*), rechts verknöchert, links mit einem Knorpelstück im oberen Ende.

Fig 3. **Salamandra maculosa.** Neugeborene Larve. Zweiter Rumpfwirbel. Querschnitt 90 : 1. Theilweise Trennung von Rippenträger (*R-T*) und Neuralbogen (*N*) durch eine Knochenlamelle.

Fig. 4. **Salamandra maculosa.** Neugeborene Larve. Dritter Rumpfwirbel. Querschnitt 90 : 1. Der Schnitt geht durch den caudalsten Abschnitt des knorpeligen Neuralbogens (*N*), *B'* den primitiven Basalstümpfen zugehörige Knorpelstücke (vergl. 13 Fig. 2).

Fig. 5. **Salamandra maculosa.** Junges Exemplar, unmittelbar nach Beendigung der Metamorphose. Horizontalschnitt durch die eine Seite des oberen Bogens und den Rippenträger 110 : 1. *K* knöcherne Verlängerung des Neuralbogens in cranialer und caudaler Richtung. *r-t* laterales knorpeliges Verstärkungsstück des Rippenträgers (*R-T*).

Fig. 6 a und b. **Pleurodeles Waltlii.** Larve 35 mm. Horizontalschnitte durch die eine Seite eines oberen Bogens (*N*) und den zugehörigen Rippenträger (*R-T.*), der in der Nähe seiner Mitte getroffen ist 150 : 1. *a* fällt etwas weiter dorsal als *b*.

Tafel II.

Fig. 7. **Triton alpestris.** Larve 22 mm. Horizontalschnitt durch den dorsalen Theil des Vorderrumpfes in der Höhe des Centralkanales des Rückenmarks. Linke Seite 90 : 1. Die getroffenen Neuralbögen (*N*) gehören zum zweiten und dritten Rumpfwirbel. Sie sind beide nicht in genau gleicher Höhe getroffen. An dem einen ist noch die Verbindung der dorsalen Rippenspange (*r*) mit dem Rippenträger (*R-T*) im Schnitt. *G* Spinalganglion. *Srm.* Seitenrumpfmuskulatur.

Fig. 8. **Triton alpestris.** Larve 14 mm. Horizontalschnitt in der Höhe des basalen Theiles des Neuralbogens. Rechte Seite. 190 : 1. *Rt-R* zusammenhängende Anlage für Rippenträger und Rippe. *Srm.* Seitenrumpfmuskulatur. *I-Kn.* Intervertebralknorpel.

Fig. 9. **Triton alpestris.** Larve 17 mm. Querschnitt durch den dritten Rumpfwirbel 190 : 1. Von der einen Seite des Schnittes ist die Nachbarschaft des Horizontalseptums wieder gegeben. Zur Orientirung vergl. Textfig. VIII, pag. 422 (30). Der Schnitt zeigt die Anlage der dorsalen Spange (*r*) der zweiten Rippe (*R*) in ihrer ganzen, in diesem Stadium erreichten Länge. Die Anlage ist deutlich zu unterscheiden von dem Bindegewebe, das im Uebrigen das dorsale Transversalseptum (*S. trsv.*) einnimmt. *R* stellt das freie Ende der Rippe vor. *Ep.* Epidermis. Der Neuralbogen (*N*) fällt nur mit seinem dorsalen Theil in die Schnittebene.

Fig. 10. **Menobranchus lateralis.** Larve 43 mm. Ansicht eines vorderen Rumpfwirbels von rechts und etwas von der Dorsalseite her. Ausser dem Wirbelkörper sind nur knorpelige Theile dargestellt. Nach einem Plattenmodell. 80 : 1. *Prc. art. a* und *p* Processus articularis anterior und posterior. *Prc. spin.* Processus spinosus.

Fig. 11. **Ichthyophis glutinosus.** Junge Larve. Rumpfwirbel von rechts. Nach einem Plattenmodell. 120 : 1. Knorpelige Anlage des Neuralbogens (*N*) und seiner Anhänge incl. der Rippe (*R*). *Prc. art. a* und *p* vorderer und hinterer Gelenkfortsatz.

Inhalts-Uebersicht.

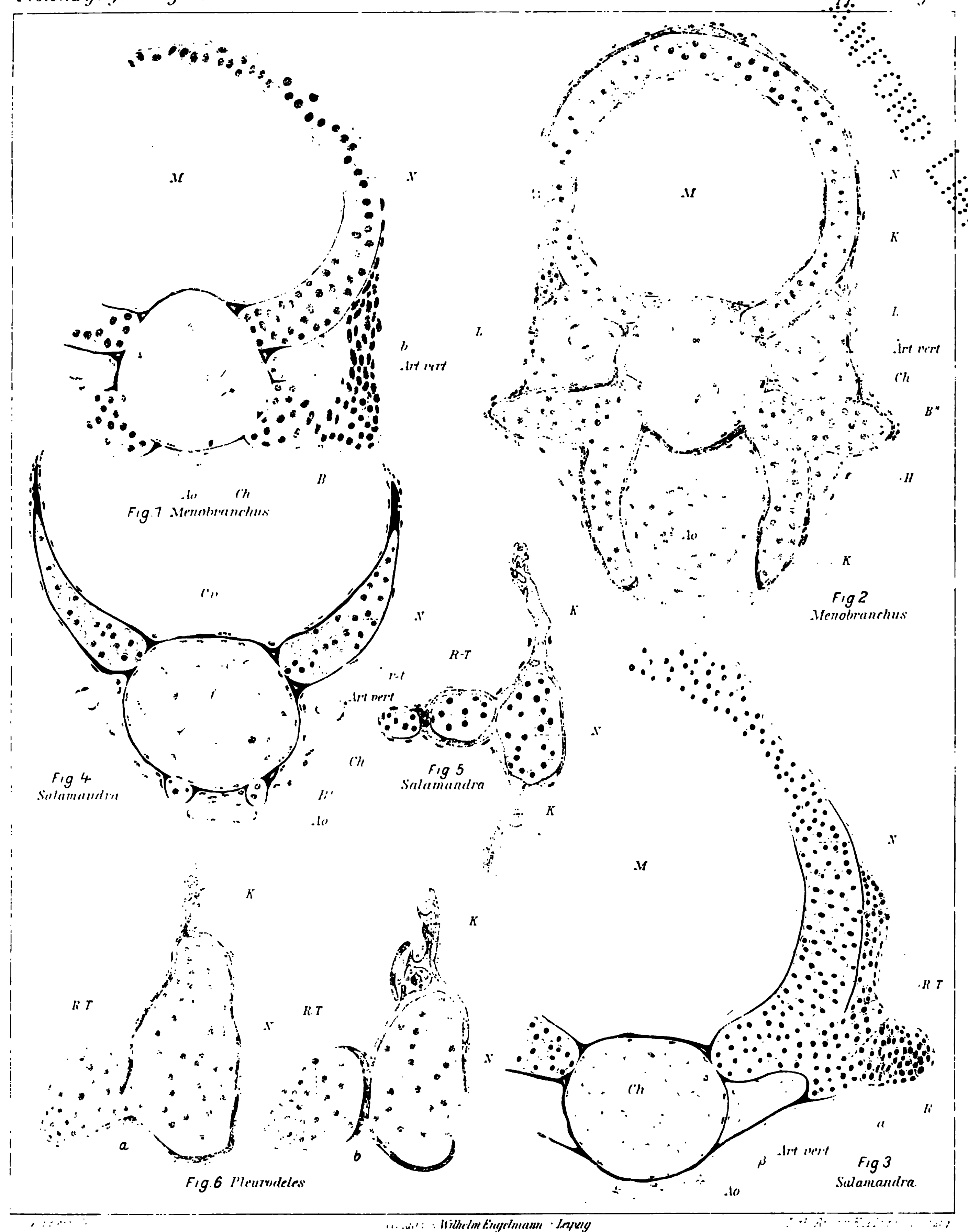


Fig. 1 Menobranchus

Fig 2 Menobranchus

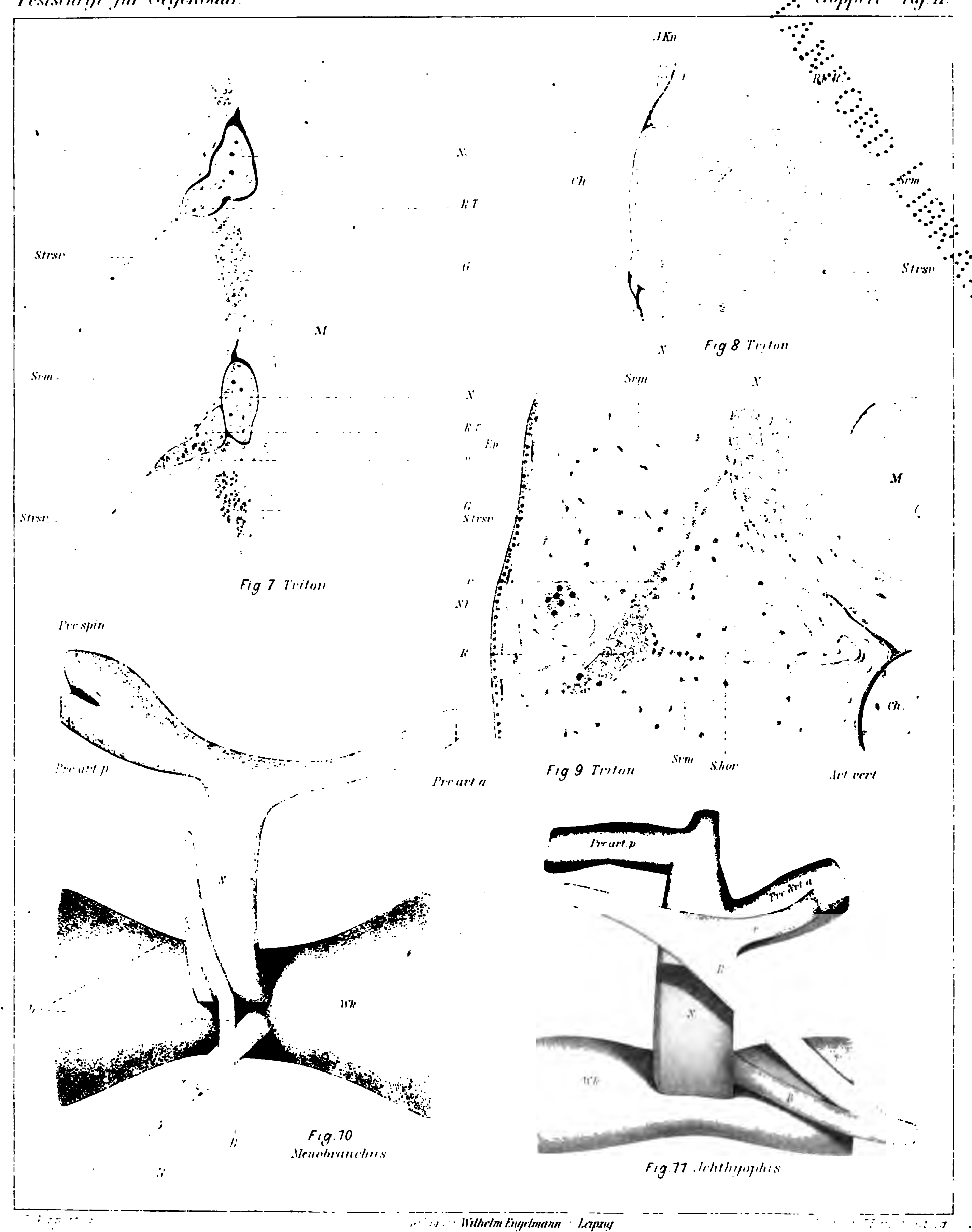
Fig 3 Salamandra

Fig 4 Salamandra

Fig 5 Salamandra

Fig. 6 Pleurodeles a b

Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig



Wilhelm Engelmann · Leipzig

